أساسيات تربية الطماطم

سلسلة تربية محاصيل الخضر

أساسيات تربية الطماطم

تأليف

أ.د. أحمد عبد المنعم حسن

أستاذ تربية الخضر

كلية الزراعة ـ جامعة القاهرة

يطلب من كبرى دور النشر والمكتبات بمصر والعالم العربى

الطبعة الأولى ٢٠١٧

حسـن، أحمد عبد المنعم
أسـاسـيات تربية الطماطم / تأليف أحمد عبد المنعم حسـن.
ط١.- القاهرة: ٢٠١٧م.
١٨٠ ص, ١٧ × ٢٤- (سلسلة تربية محاصيل الخضر).
تدمك: ٦-١٩٠- ٧٢٦ - ٩٧٧- ٩٧٨
١. الطماطم
٢. تربية النبات
أ. العنوان
٢٠١٦/٢٦٦٧٣

رقم الإيداع: ٢٦٦٧٣ /٢٠١٦
تدمـــــــك: ٦- ١٩٠ - ٧٢٦- ٩٧٧- ٩٧٨

الطبعة الأولى
١٤٣٨هـ -٢٠١٧م

توزيـــع

القاهرة: الدار العربية للنشر والتوزيع الحديثة (دربالة) -دار الكتب العلمية للنشر والتوزيع .

الجيزة : المكتبة الأكاديمية

المنصورة: المكتبة العصرية .

وكذلك يطلب من كبرى دور النشر والمكتبات بمصر والعالم العربى

المقدمة

هذا هو الكتاب الأول فى سلسلة من أربعة كتب تتناول موضوع تربية الطماطم من كافة الوجوه. ومن الأهمية بمكان الإلمام بأساسيات تربية هذا المحصول قبل الخوص فى مختلف جوانب تربيته، وذلك هو موضوع الكتاب الذى بين يديك. والأساسيات التى نعنيها هى تلك الخاصة بمحصول الطماطم، وليست هى أساسيات تربية النبات أو طرق تربية النبات، وهى التى يمكن أن يجدها القارئ فى كتابين آخرين للمؤلف.

يتضمن هذا الكتاب تسعة فصول تشتمل — بعد المقدمات العامة لتربية الطماطم — الأنواع البرية للطماطم وخصائصها، والتهجينات بين مختلف أنواع الجنس *Solanum* القريبة من الطماطم، وكيفية جمع الجيرمبلازم البرى وإكثاره وحفظه، ومصادر الصفات الهامة فى مختلف الأنواع البرية، والطفرات ووراثة الصفات، وكيفية تداول الطماطم لأغراض التربية، وإنتاج أصناف الطماطم الهجين، واستخدامات البيوتكنولوجى فى تربية الطماطم.

وكلى أمل أن يكون هذا الكتاب — الأول من نوعه فى موضوعه باللغة العربية — مرجعًا لكل من الطالب والدارس والباحث.

أ.د. أحمد عبد المنعم حسن

أستاذ تربية الخضر

كلية الزراعة — جامعة القاهرة



محتويات الكتاب

الصفحة

الهجن الجسمية بين الطماطم والأنواع الأخرى ٥٨

الصفحة

الفصل الرابع

الفصل الخامس

الصفحة

الصفحة

الصفحة

الفصل الأول

مقدمـــات

تُعد الطماطم أحد أهم محاصيل الخضر، وهى تتبع العائلة الباذنجانية Solanaceae تضم هذه العائلة نحو ٩٠ جنسًا، وحوالى ٢٠٠٠ نوع من النباتات. تنتمى الطماطم إلى الجنس *Solanum* الذى يضم عدة أنواع برية أخرى. وتعرف الطماطم — علميًا — باسم *Solanum lycopersicum* L.، وفى اللغة الإنجليزية باسم Tomato.

تعتبر جميع أنواع الطماطم من الجنس *Solanum* أعشابًا حولية أو معمرة لفترة قصيرة، وثنائية التضاعف فيها ٢ ن = ٢ س = ٢٤ كروموسومًا. ولا تنمو أى من هذه الأنواع — بريًا — إلا فى غرب أمريكا الجنوبية فى منطقة تمتد شمالاً إلى شمال شيلى وجنوب كولومبيا، وغربًا إلى المحيط الهادى وجزر جالاباجوس Galapagos Islands، وشرقًا إلى تلال الإنديز (Rick ١٩٧٢).

نشأة واستئناس الطماطم

نشأت الطماطم فى منطقة الإنديز بأمريكا الجنوبية فى الجزء الذى يُعرف الآن بشيلى وبوليفيا والإكوادور وكولومبيا وبيرو. وقد وصلت الطماطم إلى درجة عالية من الاستئناس فى تلك المنطقة — وخاصة فى المكسيك التى انتقلت إليها — قبل أن تنتقل إلى أوروبا فى القرن الخامس عشر، حيث ذكرت لأول مرة فى إيطاليا فى عام ١٥٥٤م، ثم استئنست بكثافة فى جميع أنحاء أوروبا خلال القرنين الثامن عشر والتاسع عشر.

كذلك انتقلت الطماطم من المكسيك إلى الفلبين فى عام ١٥٧١م من خلال رحلات جاليون التجارية، ومنها انتقلت إلى الدول الآسيوية الأخرى.

وكان انتقال الطماطم إلى أمريكا الشمالية بطريقين: مباشرة من المكسيك، وكذلك من خلال الدول الأوروبية التى كانت زراعة الطماطم قد استقرت فيها. وذُكرت الطماطم فى الولايات المتحدة لأول مرة فى عام ١٧١٠م.

أما الشرق الأوسط والدول الإفريقية فكان انتقال الطماطم إليها من إسبانيا (Esquinas-Alcazar ١٩٨١).

وعلى الرغم من الاعتقاد الشائع بأن الطراز صغير الثمار من الطماطم *Solanum lycopersicum* — الذى كان يعرف بالصنف النباتى *cerasiforme* — هى أصل — أو سلف — الطماطم المنزرعة، باعتبار كثرة تواجدها فى أمريكا الوسطى التى استئنست فيها الطماطم، فإن الدراسات الوراثية الحديثة أظهرت أن نباتات "cerasiforme" هى فى الواقع خليط من الطماطم والطرز البرية، وليست أصلاً للطماطم المنزرعة (Bai & Lindhout ٢٠٠٧).

هذا.. وقد ظل الإقبال على زراعة واستهلاك الطماطم محدودًا؛ بسبب انتشار اعتقاد غير صحيح، وهو أن ثمارها سامة للإنسان. وربما كان السبب فى هذا الاعتقاد أن ثمارها قريبة الشبه من أنواع باذنجانية أخرى ذات ثمار سامة. وقد بقى الوضع على هذه الحال حتى منتصف القرن التاسع عشر، حينما بدأ التوسع فى زراعة الطماطم وتصنيعها واستهلاكها فى الولايات المتحدة؛ ومن ثم فى بقية أرجاء العالم.

ولمزيد من التفاصيل عن موطن زراعة الطماطم ونشأتها وتاريخها.. يُراجع Rick (١٩٧٦ و ١٩٧٨)، وKaloo (١٩٨٥)، و Tigchelaar (١٩٨٦).

الأسماء العلمية للطماطم وأنواعها البرية القريبة

أعطى لِنيس Linnaeus للطماطم الاسم العلمى *Solanum lycopersicum* فى سنة ١٧٥٣. وفى عام ١٧٦٨ أعطى Philip Miller للطماطم الاسم العلمى *Lycopersicon esculentum* فى كتابه The Gardener Dictionary، وظل هذا هو الاسم المقبول للطماطم حتى وقت قريب. وقد ظهرت دلائل عديدة تفيد بأن الطماطم تنتمى للجنس *Solanum*، ثم أكدت الدراسات الجزيئية على ذلك؛ مما أدى إلى إعادة الاسم العلمى الأول *Solanum-lycopersicum* — للطماطم (Spooner وآخرون ١٩٩٣). كذلك ضُمَّت الأنواع البرية القريبة للطماطم تحت الجنس *Solanum*. وأيدت دراسات أُخرى حديثة (Bohs & Olmstead ١٩٩٧، و Olmstead & Palmer ١٩٩٧) انتماء الطماطم للجنس *Solanum*.

ويُعطى جدول (١-١) قائمة بالأسماء العلمية الكاملة للطماطم وأنواعها البرية التى تتبع الجنس *Solanum* — كما تُعرف بها منذ عام ٢٠٠٧ — والأسماء العلمية السابقة المقابلة لها من الجنس *Lycopersicon*.

هذا.. ونتناول بالشرح فى الفصلين الثانى والثالث جميع الأنواع البرية للطماطم، وخصائصها، وطرق تداولها.

جدول (١-١): قائمة بالأسماء العلمية الكاملة للطماطم وأنواعها البرية التى تتبع الجنس *Solanum* — كما تُعرف بها منذ عام ٢٠٠٧ — والأسماء العلمية السابقة المقابلة لها من الجنس *Lycopersicon* (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧، Peralta وآخرين ٢٠٠٥).

الاسم العلمى حسب تقسيم Peralata وآخرون (٢٠٠٧)	الاسم العلمى السابق المقابل من الجنس *Lycopersicon*	لون الثمرة	التوافق والتلقيح
S. lycopersicoides Dunal	*L. lycopersicoides* (Dunal in DC.) A. Child ex J. M. H. Shaw	خضراء مصفرة عند اكتمال التكوين وسوداء عند النضج	عديم التوافق ذاتيًا — خلطى التلقيح
S. sitiens I. M. Johnst.	*L. sitiens* (I.M. Johnst.) J. M. H. Shaw	خضراء مصفرة عند اكتمال التكوين وبنية وجافة عند النضج	عديم التوافق ذاتيًا — خلطى التلقيح
S. juglandifolium Dunal	*L. juglandifolium* (Dunal) J. M. H. Shaw	خضراء إلى خضراء مصفرة	عديم التوافق ذاتيًا — خلطى التلقيح
S. ochranthum Dunal	*L. ochranthum* (Dunal) J. M. H. Shaw	خضراء إلى خضراء مصفرة	عديم التوافق ذاتيًا — خلطى التلقيح
S. pennellii Correll	*L. pennellii* (Correll) D'Arcy	خضراء	عادة عديم التوافق ذاتيًا، لكن بعض السلالات فى جنوب مداه الجغرافى متوافقة ذاتيًا
S. habrochaites S. Knapp and D. M. Spooner	*L. hirsutum* Dunal	خضراء بخطوط أكثر اخضرارًا	عادة عديم التوافق ذاتيًا، لكن بعض السلالات فى شمال وجنوب مداه الجغرافى متوافقة ذاتيًا

يتبع

تابع جدول (١-١)

الاسم العلمي حسب تقسيم Peralata وآخرون (٢٠٠٧)	الاسم العلمي السابق المقابل من الجنس *Lycopersicon*	لون الثمرة	التوافق والتلقيح
S. chilense (Dunal) Reiche	*L. chilense* Dunal	خضراء إلى خضراء ضاربة إلى البياض بخطوط قرمزية	عديم التوافق ذاتيًا – خلطي التلقيح
S. huaylasense Peralta	جزء من *L. peruvianum* (L) Miller	خضراء بخطوط خضراء قاتمة	عديم التوافق ذاتيًا – خلطي التلقيح
S. peruvianum L.	*L. peruvianum* (L) Miller	خضراء إلى خضراء ضاربة إلى البياض وأحيانًا مع بعض التبرقش القرمزي	عديم التوافق ذاتيًا – خلطي التلقيح
S. corneliomuelleri J. F. Macbr. (one geographic race: Misti nr. Arequipa سلالة جغرافية واحدة	جزء من *L. peruvianum* (L) Miller وتعرف كذلك باسم *L. glandulosum* C. F. Müll	خضراء بخطوط خضراء قاتمة أو قرمزية وأحيانًا مع بعض التبرقش القرمزي	عديم التوافق ذاتيًا – خلطي التلقيح
S. arcanum Peralta ٤ سلالات جغرافية هي: "humifusum", lomas, Marañon, Chotano-Yamaluc	جزء من *L. peruvianum* (L.) Miller	خضراء بخطوط خضراء داكنة	عديمة التوافق ذاتيًا وخلطية التلقيح، مع وجود سلالات نادرة متوافقة ذاتيًا وتتلقح ذاتيًا، أو تكون خلطية التلقيح اختياريًا
S. chmielewskii (C. M. Rick, Kesicki, Fobes and M. Holle) D. M. Spooner, G. J. Anderson and R. K. Jansen	*L. chmielewskii* C. M. Rick, Kesicki, Fobes and M. Holle	خضراء بخطوط خضرا داكنة	متوافقة ذاتيًا وخلطية التلقيح اختياريًا
S. neorickii D. M. Spooner, G. J. Anderson and R. K. Jansen	*L. parviflorum* C. M. Rick, Kesicki, Fobes and M. Holle	خضراء بخطوط خضرا داكنة	متوافقة ذاتيًا وذاتية التلقيح بدرجة عالية
S. pimpinellifolium L.	*L. pimpinellifolium* (L.) Miller	حمراء	متوافقة ذاتيًا وتتلقح ذاتيًا وأحيانًا تكون خلطية التلقيح اختياريًا
S. lycopersicum L.	*L. esculentum* Miller	حمراء	متوافقة ذاتيًا وتتلقح ذاتيًا وأحيانًا تكون خلطية التلقيح اختياريًا
S. cheesmaniae (L. Riley) Fosberg	*L. cheesmanii* L. Riley	صفراء وبرتقالية	متوافقة ذاتيًا وذاتية التلقيح حصريًا
S. galapagense S. C. Darwin and Peralta	جزء من *L. cheesmanii* L. Riley	صفراء وبرتقالية	متوافقة ذاتيًا وذاتية التلقيح حصريًا

وحتى لا يختلط الأمر على القارئ فيما يتعلق بالأسماء العلمية القديمة التى أُلغيت، والتى تزخر بها جميع دراسات الطماطم حتى عام ٢٠٠٧.. فإننا نقدم – فيما يلى – عرضًا تاريخيًّا لتسلسل التقسيمات النباتية للطماطم وأنواعها البرية القريبة؛ ليمكن من خلاله التعرف على حقيقة أى اسم علمى يطَّلِعُ عليه القارئ فى دراسات سابقة.

كان C. H. Muller أول من قدم دراسة مفصلة عن تقسيم الجنس *Lycopersicon* وذلك فى عام ١٩٤٠. وتبعًا لذلك التقسيم .. فإن الجنس *Lycopersicon* تضمن تحت جنسين two subgenera، هما: *Eulycopersicon*، و *Eriopersicon*، وقد ذكر Muller تحتهما ٦ أنواع، و ٦ تقسيمات تحت نوعية (جدول ١–٢). وتلا ذلك – مباشرة – تقسيم L. C. Luckwill فى عام ١٩٤٣، الذى اتبع التقسيم العام للجنس *Lycopersicon* إلى تحت جنسين، ولكنه ذكر تحتهما ٧ أنواع، و١٧ تقسيمًا تحت نوعى (جدول ١–٣). وقد اشتمل تقسيم Luckwill على ٨ تحت أنواع للطماطم *L. esculentum*، ظلت سائدة لفترة طويلة.

وقد اعتمد كلاً التقسيمين السابقين للجنس *Lycopersicon* على اشتمال تحت الجنس *Eulycopersicon* على الأنواع ذات الثمار الملساء الحمراء، واشتمال تحت الجنس *Eriopersicon* على الأنواع ذات الثمار الوردية الخضراء، أو البيضاء، أو المصفرة اللون. ونظرًا لسطحية هذه الصفات التى اتخذت أساسًا للتقسيم.. فإن هذين تحت الجنسين توقف استخدامهما. واعتمادًا على ما تجمع من معلومات عن الجنس *Lycopersicon* منذ الأربعينيات.. فإنه قُسِّم إلى ٩ أنواع (منها ٨ برية، وواحد برى ومنزرع) تضمنت ١٠ تقسيمات تحت نوعية، اشتملت على ٦ أصناف نباتية (منها ٣ تمثل طرزًا نوعية type species)، و ٤ طرز Forms (منها اثنان يمثلان طرزًا نوعية).

وقد اتجه أغلب الباحثين بعد ذلك إلى تقسيم هذه الأنواع التسعة إلى مجموعتين مركبتين

two complexes، تضمنت إحداهما الأنواع: *L. esculentum*، و*L. hirsutum*، و*L. pimpinellifolium*، و*L. chmielewskii*، و *L. parviflorum*، و *L. pennellii*، و*L. cheesmanii*؛ وتضمنت الأخرى النوعين: *L. peruvianum*، و *L. chilense*، وبالرغم من أن هذا التقسيم إلى مجموعتين مركبتين لا يعتد به من الوجهة التقسيمية.. إلا أنه أفاد فى تجنب استعمال التقسيم السابق للجنس إلى تحت جنسين (Warnock ١٩٨٨).

جدول (١-٢): تقسيم Muller للجنس *Lycopersicon* (نشر فى عام **١٩٤٠**).

النـوع	سنة إعطاء الاسم
Lycopersicon Miller	١٧٥٤
Eulycopersicon Muller	
L. esculentum Mill.	١٧٦٨
L. esculentum f. *pyriforme* (Dun.) Mull.	١٩٤٠
L. esculentum var. *cerasiforme* (Dun.) Gray	١٨٨٦
L. pimpinellifolium (Jusl.) Mill.	١٧٦٨
Eriopersicon Muller	
L. peruvianum (L.) Mill.	١٧٦٨
L. peruvianum var. *dentatum* Dun.	١٨٥٢
L. peruvianum var. *humifusum* Mull.	١٩٤٠
L. cheesmanii Riley	١٩٢٥
L. cheesmanii f. *minor* (Hook. f.) Mull.	١٩٤٠
L. hirsutum Humb. and Bonpl.	١٨١٦
L. hirsutum f. *glabratum* Mull.	١٩٤٠
L. glandulosum Mull.	١٩٤٠

جدول (١-٣): تقسيم **Luckwill** للجنس ***Lycopersicon*** (نشر فى عام ١٩٤٣).

سنة إعطاء الاسم	النوع
١٧٥٤	*Lycopersicon Miller*
١٧٦٨	*Eulycopersicon* Mull.
	L. esculentum Mill. sub – sp. *typicus*
	L. esculentum sub – sp. *typicus* var. *commune* Bailcy
	L. esculentum sub – sp. *typicus* var. *grandifolium* Bailey
	L. esculentum sub – sp. *typicus* var. *validum* Bailey
	L. esculentum sub – sp. *typicus* var. pyriforme Alef.
١٩٤٣	*L. esculentum* sub – sp. *galeni* (Mill.) Luck.
١٩٤٣	*L. esculentum* sub – sp. *humboldtii* (Dun.) Luck.
١٩٤٣	*L. esculentum* sub – sp. *intermedium* Luck.
	L. pimpinellifolium Mill.
	Eriopersicon Mull.
١٧٦٨	*L. peruvianum* Mill. sub – sp. *typicus*
١٩٤٣	*L. peruvianum.* sub – sp. *typicus* var. *regulare* (Dun.) Luck.
١٨٩٤	*L. peruvianum.* sub – sp.*commutatum* Walp.
١٩٤٣	*L. peruvianum.* sub – sp.*puberulum* (Phil.) Luck.
١٩٤٣	*L. peruvianum.* sub – sp.*dentatum* (Dun.) Luck.
١٨٦١	*L. pissisi* Phil.
١٩٢٥	*L. cheesmani*i Riley sub-sp. *typicus*
١٩٤٠	*L. cheesmanii* sub-sp. *minor* (Hook.) Mull.
١٨١٦	*L. hirsutum* Humb. and Bonpl.
١٩٤٣	*L. hirsutum* var. *agrimoniaefolium* (Dun.) Luck.
١٩٤٠	*L. hirsutum* var. *glabratum* Mull.
١٩٤٠	*L. glandulosum* Mull.

يتبع

تابع جدول (١–٣).

سنة إعطاء الاسم	النوع
١٧٥٤	*Lycopersicon* Miller
١٧٦٨	*L. esculentum* Mill.
	L.esculentum mill. var. *esculentum*
١٨٨٦	*L. esculentum* var. *cerasiforme* (Dun.) Gray
١٧٦٨	*L. pimpinellifolium* (Jusl.) Mill.
١٩٢٥	*L. cheesmanii* Riley
	L. cheesmanii Riley f. *cheesmanii*
١٩٤٠	*L. cheesmanii* f. *minor* (Hook. F.) Mull.
١٨١٦	*L. hirsutum* Humb & Bonpl.
	L. hirsutum Humb. & Bonpl. f. *hirsutum*
١٩٤٠	*L. hirsutum* f. *glabratum* Mull.
١٨٨١	*L. pennellii* (Corr.) D'Arcy
	L. pennellii (Corr.) D' Arcy var. *pennellii*
١٨٨١	*L. pennellii* var. *puberulum* (Corr.) D'Arcy
١٨٧٦	*L. chmielewskii* Rick, Kes., Fob. & Holle
١٨٧٦	*L. parviflonum* Rick, Kes., Fob & Holle
١٧٦٨	*L. peruvianum* (L.) Mill.
	L. peruvianum (L.) Mill. var. *peruvianum*
١٩٤٠	*L. peruvianum* var. *humifusum* Mull.
١٨٥٧	*L. chilense* Dun.

التكاثر

تتميز الطماطم بأنها تتكاثر جنسيًّا مع سهولة إكثارها خضريًّا. فالنبات الواحد الكامل النمو يمكنه إنتاج من ١٠٠٠٠ إلى ٢٥٠٠٠ بذرة. ولا يخفى ما لذلك من أهمية كبيرة للمربى، سواء فيما يتعلق بزيادة فرص الحصول على الانعزالات الوراثية المرغوبة

— خاصة بالنسبة للصفات الكمية — أم بالنسبة لسرعة إكثار السلالات الجديدة. كما تتكاثر الطماطم بسهولة بالعقل الساقية، وبالتطعيم، وبمزارع المتوك وحبوب اللقاح.

فتُجَذَّر العقل الساقية بسهولة كبيرة؛ مما يسهل من سرعة إكثار التراكيب الوراثية المرغوبة، ويجعل من الممكن إكثار التراكيب الوراثية العقيمة؛ مثل النباتات العقيمة الذكر، وبعض الهجن النوعية، وغيرهما.

أما التكاثر بالتطعيم فهو سهل وميسور، ويفيد فى دراسة مواضع إنتاج مواد نباتية معينة، ومسارات تحركها فى النبات.

كما يفيد التطعيم — أحيانًا — فى التغلب على حالة عدم التوافق الوراثى التى قد توجد بين الطعم والأصل؛ فيصبح بالإمكان تهجين نوع الطعم بحبوب لقاح من النوع المستخدم كأصل.

أما الإكثار بواسطة مزارع المتوك وحبوب اللقاح فقد تقدم كثيرًا؛ وبهذا أصبح فى الإمكان إنتاج نباتات أحادية بسهولة، وهى التى يمكن الاستفادة منها فى إنتاج السلالات النقية pure lines، وفى الدراسات الوراثية.

السيتولوجى

عدد الكروموسومات

تتشابه جميع أنواع الطماطم التى تتبع الجنس *Solanum* فى كونها ثنائية التضاعف، وفى احتوائها على ١٢ زوجًا من الكروموسومات التى تتميز بسهولة عن بعضها البعض فى الدور الضام بالطول النسبى للأذرع الكروموسومية، وتوزيع الكروماتين الخامل heterochromatin والكروماتين الفعّال euchromatin، وعلامات سيتولوجية أخرى. وتتشابه كروموسومات الأنواع المختلفة مورفولوجيًّا، وتعتبر كروموسومات متناظرة homologus.

ويستدل من ذلك على أن نشأة الأنواع المختلفة التابعة للجنس *Solanum* كانت بطريق الطفرات وليس بطريق التمايز الكروموسومى (Robinson ١٩٧٤، و Rick ١٩٧٦).

حالات التباين الكروموسومى

أُنتجت نباتات أحادية haploids من الطماطم بمعاملة حبوب اللقاح بأشعة إكس، وكذلك بالتهجين وبالعقد البكرى وبقطع القمة النامية decapitation، وهى نادرة فى الطماطم. وتُستخدم النباتات الأحادية فى إنتاج نباتات ثنائية أصيلة، ذات الأهمية البالغة فى التحسين الوراثى.

وأُنتجت نباتات طماطم ثلاثية التضاعف triploids بالتهجين بين نباتات ثنائية وأخرى رباعية، كما تظهر تلقائيًّا كطفرات غير مثمرة فى الحقول التجارية. ومن نسل النباتات الثلاثية.. أُنتجت كلاً من الـ trisomics (التى يزيد فيها كروموسوم واحد عن العدد الثنائى)، والـ tetrasomics (التى يزيد فيها كروموسومين عن العدد الثنائى) ونباتات أخرى aneuploids (التى يزيد أو ينقص فيها كروموسوم واحد أو أكثر، بعدد يقل عن الهيئة الكاملة).

أما النباتات الرباعية التضاعف tetraploids فهى تظهر تلقائيًّا بنسبة أقل، كما أُنتجت بمعاملة البذور والبادرات بالكولشيسين بتركيز ٠,٠٥٪ – ٠,٢٪، ويعيبها ضعف إنبات بذورها، وبطء نموها، وارتفاع نسبة العقم بها. ولقد أُنتجت نباتات أحادية وثنائية وثلاثية التضاعف و aneuploids من نسل النباتات الرباعية.

ومن بين مختلف الـ aneuploids نالت الطُرز الزائدة الكروموسوم الواحد عن العدد الثنائى الكامل trisomics الاهتمام الأكبر. ومن بين مختلف طُرز الـ trisomics (الأولية primary، والثانوية – الدرجة الثانية – secondary، والثلاثية – الدرجة الثالثة – tertiary، والـ telotrisomics، والـ compensating trisomics)، فإن

الأولية primary trisomics هى الأكثر أهمية فى دراسات الارتباط الوراثى (Kalloo ١٩٩٣).

ويُعطى Rick (٢٠٠٧أ) مواصفات البادرات (معدل النمو، والفلقات، ولون الأوراق وسطحها وحافتها) فى ثلاثية الكروموسوم الأولية primary trisomics الاثنتى عشرة المتوفرة فى الطماطم. ولقد ذكرت Mutschler وآخرون (١٩٨٧) وصفًا مورفولوجيًا كاملاً لكل منها.

وتُعد النباتات الثلاثية التضاعف أفضل مصادر الـ trisomics؛ ففيها يمكن ملاحظة كل تباينات الانقسام الاختزالى.

تحتوى الـ secondary trisomics على isochromosome (كروموسوم متشابه الذراعين) بالإضافة إلى العدد الكروموسومى الطبيعى الكامل. ولقد أمكن إنتاج ثمانى سلالات secondary trisomics.

أما الـ tertiary trisomics فإنها تحتوى على كروموسوم به تبادل interchanged chromosome (يحتوى على ذراعين من كروموسومين مختلفين)، بالإضافة إلى العدد الكروموسومى الطبيعى الكامل، وقد استخدمت فى الاختبارات الوراثية لتحديد واسمات جينية للأذرع الكروموسومية المختلفة (Kalloo ١٩٩٣).

هذا.. وتؤكد جميع الدراسات السيتولوجية على الطبيعة الثنائية التضاعف diploidy لنبات الطماطم، فهو لا يتحمل كثيرًا من عدم التوازن الكروموسومى. فعلى سبيل المثال.. يؤدى وجود كروموسوم واحد زائد إلى تغيرات مورفولوجية كبيرة، ونقص متنوع — حسب الكروموسوم الزائد — فى قوة النمو والخصوبة. أما وجود كروموسومين زائدين فإنه يعيق تطور النبات. ويعد وجود ثلاثة كروموسومات زائدة هو الحد الأقصى الذى يمكن لنبات الطماطم تحمله، ولا يكون ذلك ممكنًا إلا بالنسبة لبعض الكروموسومات الصغيرة من الهيئة الكروموسومية للطماطم. ولا يتحمل نبات الطماطم نقص كروموسوم كامل إلا بالنسبة لثلاثة

من الكروموسومات الصغيرة. هذا.. ويُحدث أى نقص فى الكروماتين الفعال تأثيرًا سيئًا على عملية تكوين الجاميطات المذكرة والمؤنثة على حد سواء (Stevens & Rick ١٩٨٦). ويعد Kaloo (١٩٨٥) من المصادر الهامة، التى يمكن الرجوع إليها بخصوص التفاصيل الدقيقة لسيتولوجى الطماطم، وحالات التباين الكروموسومى التى توجد بها.

الاستخدامات الوراثية للتباينات الكروموسومية

تُستخدم التباينات الكروموسومية للطماطم فى دراسات وراثية متنوعة، كما يلى:

حالة التباين الكروموسومى	الاستخدامات الوراثية
• الـ aneuploids	دراسة المجاميع الارتباطية
• الـ primary trisomics	تحديد الكروموسومات الحاملة للجينات
• الـ seconddry trisomics والـ tertiary trisomics	تحديد الأذرع الكروموسومية الحاملة للجينات

ولقد أمكن تحديد الكروموسومات الحاملة لما لا يقل عن ٣٢٣ جينًا، وأمكن تقريب مواقع ما لا يقل عن ٢٣٤ جينًا منها (Kalloo ١٩٩٣).

الفصل الثانى

الأنواع البرية وخصائصها

يضم القسم *Lycopersicon* من الجنس *Solanum* الطماطم المنزرعة (*Solanum lycopersicum*)، وأكثر من ١٢ قريبًا بريًّا لها، لم يُستأنس منها جميعًا سوى الطماطم (Kalloo ١٩٩٣).

الطراز الصغير الثمار cerasiforme

إن هذا الفصل مخصص لوصف أنواع الطماطم البرية وخصائصها وأهميتها، ولا نتطرق فيه إلى الطماطم *Solanum lycopersicum* إلاّ فى أضيق الحدود، ومن ذلك علاقة الطماطم بالطراز الصغير الثمار الذى كان يُعدُّ أحد الأصناف النباتية للطماطم، والذى كان يُعرف بالاسم العلمى *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*. لقد تم إلغاء هذا الصنف النباتى فى التقسيم المعتمد حاليًّا للطماطم وأنواعها البرية، ووُضعت كل سلالاته ضمن الطماطم تحت الاسم العلمى *S. lycopersicum* ولتمييز تلك السلالات عن الطماطم العادية، فإننا نشير إليها — فى هذا الكتاب — باسم "cerasiforme".

ينمو طراز الـ cerasiforme بريًّا فى بيرو وإكوادور؛ كما يعتبر هو الوحيد الذى وجد ناميًا بحالة برية خارج موطن الجنس *Solanum* فى أمريكا الجنوبية، وقد انتشرت زراعته فى شتى أنحاء العالم من خلال الأصناف المحسنة ذات الثمار الكريزية الشكل (Purseglove ١٩٧٤).

يشتمل هذا الطراز على مدى واسع من السلالات البرية التى يقترب بعضها من النوع *S. pimpinellifolium* ويُعتمد فى كثير من الأحيان على صفة حجم الثمرة للتمييز بينهما؛ حيث يتضمن النوع *S. pimpinellifolium* الطرز التى يقل قطرها عن ١,٥ سم، بينما يتضمن طراز cerasiforme السلالات التى يتراوح قطر ثمارها من ١,٥– ٣,٠ سم، وتشمل الطماطم العادية التى يزيد قطر ثمارها على ٣ سم.

نباتات هذا الطراز (cerasiforme) تتحمل الانحرافات الكبيرة فى الظروف البيئية؛ فبعض سلالاته تتحمل ظروف الجفاف؛ حيث تنمو بريًّا فى صحراء بيرو الغربية، وبعضها الآخر يتحمل ظروف الغدق؛ حيث تنمو فى مناطق استوائية يزيد فيها معدل الأمطار كثيرًا. كما تتوفر منه سلالات تتحمل أمراض الذبول، وأعفان الجذور، وتبقعات الجذور (Rick ١٩٧٢). يبرز الميسم قليلاً من المخروط السدائى فى بعض سلالات هذا الطراز؛ مما يتيح حدوث نسبة من التلقيح الخلطى. وبالرغم من صغر حجم ثماره.. إلا أنها تستخدم كخضر فى أجزاء كثيرة من المكسيك (Taylor ١٩٨٦).

الأنواع البرية

النوع *S. pimpinellifolium*

يُطلق على نباتات هذا النوع (الذى كان يُعرف سابقًا بالاسم: *L. pimpinellifolium*) الاسم الإنجليزى Current tomato، وهو ينمو بريًّا فى أمريكا الجنوبية — خاصة فى بيرو والبرازيل — ويتميز بعناقيده الزهرية الكبيرة، وثماره الصغيرة الحمراء اللون عند النضج، ونباتاته القوية النمو. ويعد هذا النوع صورة مصغرة (miniture أو diminutive) للطماطم. وهو يتداخل مع سلالات طراز cerasiforme فى الحدود الشمالية والشمالية الشرقية لمجال انتشاره، حيث يصعب التمييز بينهما أحيانًا؛ مما يجعل الباحثين مضطرين إلى اللجوء إلى صفة الثمرة كأساس للتمييز.

التلقيح فى النوع *S. pimpinellifolium* ذاتى بدرجة عاية، وجميع سلالاته متوافقة ذاتيًّا، وتعتبر نباتاته على درجة كبيرة من الأصالة الوراثية، إلا أنه تحدث به نسبة من التلقيح الخلطى، تزيد أحيانًا — فى شمال غربى بيرو — إلى درجة قد تصل إلى ٤٠٪. تتميز السلالات التى يشيع فيها التلقيح الخلطى ببروز المسيم بوضوح من المخروط السدائى. تزيد تلك السلالات عن السلالات الذاتية التلقيح فى عدد الأزهار بالعنقود الزهرى، وفى طول كل من البتلات والمتوك والقلم (Georgiady وآخرون ٢٠٠٢).

يتلقح هذا النوع بسهولة تامة مع الطماطم المزروعة، وتحدث الهجن الطبيعية بينهما فى بيرو وإكوادور. ويعتبر هو النوع البرى الوحيد الذى يتلقح طبيعيًا مع الطماطم.

يعد النوع *pimpinellifolium* مصدرًا جيدًا لمقاومة عديد من الأمراض، ولعدد من صفات الجودة الثمرية مثل اللون الأحمر الجيد، والـ pH المنخفض، وارتفاع نسبة المواد الصلبة الذائبة بثماره، وتعرف منه سلالة واحدة (هى LA 424) ذات ثمار قرمزية اللون.

النوعان *S. cheesmaniae*، و *S. galapagense*

ينتشر هذان النوعان فى جزر جالاباجوس Galapagos، وليس لهما وجود فى بيرو.. الموطن غير المشكوك فيه لجنس الطماطم *Solanum* وكان يُعرف منه طرازان؛ هما: الطراز الممثل للنوع *L. cheesmanii* f. *cheesmanii* ، والطراز *L. cheesmanii* f. *minor*. ينتشر الطراز الثانى بكثرة فى الجزيرة، خاصة فى المناطق غير المرتفعة؛ حيث يكون الجو أكثر جفافًا ودفئًا. وتتعرض نباتات هذا الطراز — دائمًا — لرذاذ المحيط وزيادة ملوحة التربة، ويشاهد أحيانًا ناميًا على ارتفاع مترين ومسافة ٥ أمتار من خط مد ماء المحيط، وتنمو النباتات بصورة طبيعية تحت هذه الظروف من الملوحة العالية، ولكنها ضعيفة وبطيئة النمو بشكل عام. وغنى عن البيان أنه قد أُلغى فى التقسيم الجديد تمييز النوع إلى الطرازين المشار إليهما.

يتلقح هذان النوعان بسهولة مع الطماطم، والتلقيح الذاتى هو السائد بنسبة تكاد تصل إلى ١٠٠٪، ونباتاتهما أصيلة وراثيًا بدرجة عالية. ويذكر Rick (١٩٨٠) احتياج نباتات هذان النوعان إلى نهار قصير حتى تزهر. وقد لاحظ المؤلف أن نباتات الجيل الأول بين النوع *L. cheesmanii* والطماطم (صنف Peto 86) — والتى كانت نامية تحت ظروف محافظة الجيزة — أزهرت بصورة طبيعية على امتداد الفترة من يونيو إلى فبراير، مما يدل على عدم سيادة صفة الحاجة إلى النهار القصير للإزهار فى هذا النوع.

يبلغ قطر الثمار المكتملة النمو حوالى سنتيمترًا واحدًا، ويكون لونها برتقاليًّا عند النضج؛ نتيجة لتحول صبغة الليكوبين إلى بيتاكاروتين. ولكن لون الثمار الناضجة قد يتراوح ما بين الأصفر، والأصفر الضارب إلى الخضرة فى بعض السلالات.

وقد نقلت عدة جينات من *S. cheesmaniae* إلى الطماطم، ومنها الجين J2 الذى يتحكم فى صفة العنق الثمرى الخالى من المفصل jointless. ولم يستخدم هذا النوع كمصدر لصفات المقاومة للآفات؛ وربما كان ذلك بسبب انعزال نشأته فى جزيرة جالاباجوس بعيدًا عن الآفات التى تنتشر فى قارة أمريكا الجنوبية. ويعتبر المحتوى الثمرى المرتفع من المواد الصلبة الذائبة من الصفات الهامة فى هذا النوع، والتى يمكن الاستفادة منها فى الطماطم. وجدير بالذكر أن سلالات هذا النوع تعد مصدرًا أفضل لهذه الصفة عن *S. chmielewskii*، المعروف بارتفاع محتواه من المواد الصلبة الذائبة (Rick وآخرون ١٩٨٧).

هذا.. ويضم النوع الجديد *S. galapagense* بعض السلالات التى كانت تتبع النوع *L. chesmanii*، وجميعها — مثل سلالات *S. cheesmaniae* — ذات ثمار صفراء وبرتقالية عند النضج، ومتوافقة ذاتيًّا، وذاتية التلقيح حصريًّا.

إن نباتات النوع *S. galapagense* — التى يبلغ متوسط وزن ثمارها حوالى جرام واحد — تتميز بعديد من الصفات المرغوب فيها، منها؛ ارتفاع محتوى ثمارها من المواد الصلبة الذائبة الكلية حتى ١١٪، واحتمال مقاومتها لكل من *Leveillula taurica* مسبب مرض البياض الدقيقى، وعفن أوراق كلادوسبوريم، وتحمل ذبابة البيوت المحمية البيضاء، كما يتوقع تحملها لكل من ظروف الجفاف والملوحة (Heisey ٢٠١٥).

ولقد قدَّم Nuez وآخرون (٢٠٠٤) وصفًا للتنوع البيولوجى للطماطم البرية التى تتواجد فى جزر جالاباجوس، وهى: *S. cheesmaniae*، و *S. galapagense*.

النوع *S. habrochaites*

ينمو هذا النوع بريًّا فى منطقة تمتد من وسط بيرو إلى شمال إكوادور، ويوجد ناميًا

على ارتفاعات تتراوح من ٥٠٠-٣٣٠٠م عن سطح البحر، ولكن يكثر انتشاره فى المناطق الرطبة وعلى ضفاف الأنهار. تحتاج النباتات إلى نهار قصير حتى تزهر. وهو النوع الذى كان يُعرف سابقًا بالاسم *L. hirsutum*.

وقد لاحظ المؤلف أن صفة حاجته إلى نهار قصير حتى يزهر سائدة؛ إذ ظهرت فى نباتات الجيل الأول الهجين بين هذا النوع والطماطم.

تنتشر فى نباتات هذا النوع شكل (٢-١؛ يوجد فى آخر الكتاب) ظاهرة عدم التوافق incompatibility، إلاّ أن بعض سلالاته تعد متوافقة ذاتيًا، وتكون هذه السلالات أكثر تجانسًا عن غيرها غير المتوافقة. وتكون الثمار خضراء، معرجة بخطوط أرجوانية عند النضج.

تتميز سلالات هذا النوع التى تنمو على ارتفاعات كبيرة بمقاومتها للصقيع. كما يعد هذا النوع أقل أنواع الجنس *Solanum* تعرضًا للإصابة بالآفات؛ فتوجد به صفات المقاومة لنوعين من العناكب، وعدد من الحشرات الهامة؛ منها: دودة ثمار الطماطم، والمن، وصانعات الأنفاق، وذبابة البيوت المحمية البيضاء... وغيرها (Rick ١٩٧٢ و ١٩٧٩أ و ١٩٨٠). وقد وجد أن النباتات تحتوى على مبيد حشرى طبيعى هو 2-tridecanone. كما اكتشفت فى بعض سلالاته صفات المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور، والتبقع السبتورى، وفيرس موزايك التبغ.

كان يعرف من هذا النوع – فى التقسيم القديم – طرازين، هما:

١- الطراز الممثل للنوع، وهو f. *typicum*، أو f. *hirsutum*:

يتميز هذا الطراز بالشعيرات الغدية الكثيفة التى تنتشر على السيقان، والأوراق، والثمار؛ وبالأزهار الكبيرة التى يبرز فيها الميسم بوضوح من المخروط السدائى. وتنتشر ظاهرة عدم التوافق الذاتى فى الغالبية العظمى من نباتات هذا الطراز، ولكن توجد منه سلالات قليلة أمكن تلقيحها ذاتيًا يدويًا.

٢- الطراز *f. glabratum*:

يتميز هذا الطراز – مقارنة بالطراز الممثل للنوع – بقلة كثافة شعيراته، وصغر حجم أزهاره، وميل نباتاته إلى التلقيح الذاتى.

يتلقح الطرازان معًا، كما يتلقحان بسهولة مع الطماطم، ولكن يشترط فى حالة التلقيح مع الطراز الممثل للنوع *f. typicum* أن تستخدم الطماطم كأم فى التهجينات (Taylor ١٩٧٦).

ونظرًا لأن هذين الطرازين قد تم إلغاؤهما فى التقسيم الجديد، فإننا نُعرفهما – عند تناول الدراسات السابقة التى أشارت إليهما – بالأسماء typicum أو hirsutum، و glabratum، على التوالى.

النوع *S. pennellii*

تنمو نباتات النوع *S. pennellii* – الذى كان يعرف سابقًا باسم *L. pennellii* – (شكل ٢-٢؛ يوجد فى آخر الكتاب) – بريًّا – فى المنحدرات الغربية لجبال الإنديز فى وسط بيرو، وهى مناطق شديدة الحرارة والجفاف، وتنتشر فيها بعض أنواع الصبارات. يعتبر المجموع الجذرى لنباتات هذا النوع ضعيفًا للغاية؛ إذ لا يتعدى نموه ٥٪ من نمو المجموع الجذرى لنباتات الطماطم العادية التى من نفس العمر. وترجع مقاومته العالية لظروف الجفاف إلى قدرة أوراقه على الاحتفاظ بالماء – بدرجة كبيرة – دون أن تظهر عليها أعراض الذبول، إلا بعد أن تجف أنسجتها كثيرًا – مقارنة بالأنواع الأخرى – كما يبدو أن جزءًا من قدرته على تحمل ظروف الجفاف يرجع إلى قدرة أوراقه على امتصاص احتياجات النبات من الرطوبة من الندى والضباب.

ويعد هذا النوع – كذلك – مصدرًا جيدًا لمقاومة بعض الآفات؛ مثل مَنّ البطاطس، والعنكبوت الأحمر. النباتات غير متوافقة ذاتيًّا. التلقيح الخلطى هو السائد، وتكون الثمار خضراء اللون عند النضج (Taylor ١٩٨٦).

وتجدر الإشارة إلى أن ما كان يُعرف بالصنف النباتى *Lycopersicon pennellii*

var. *puberulum* قد تم إلغاءه فى التقسيم الجديد، ووضعت سلالاته ضمن النوع *S. pennellii*.

النوعان *S. chmielewskii*، و *S. neorickii*

كان النوعان ينتميان إلى نوع عُرف باسم *L. minutum* قبل فصلهما إلى نوعين مستقلين.

تنمو نباتات النوع *S. chmielewskii* (سابقًا: *L. chmielewskii*) — بريًّا — فى أودية جبال الأنديز فى بيرو. والثمار صغيرة لا يزيد قطرها على سنتيمتر واحد، وهى ذات لون أبيض مخضر عند النضج، ولا يتكون بها أية صبغات كاروتينية، وتعد مصدرًا جيدًّا للمحتوى المرتفع من المواد الصلبة الذائبة. وتتميز النباتات بأنها متوافقة ذاتيًّا، إلا أنه تحدث بها نسبة من التلقيح الخلطى الطبيعى، وأزهارها كبيرة، ويبرز فيها الميسم بوضوح من المخروط السدائى؛ ولذا.. فهى ليست على درجة عالية من التجانس الوراثى.

تشترك نباتات النوع *S. neorickii* (سابقًا: *L. parviflorum*) مع النوع السابق فى أماكن تواجدها، إلا أنه أكثر انتشارًا؛ كما يتشابه النوعان فى الصفات العامة التى سبق بيانها، إلا أن نباتات النوع *S. neorickii* تعد مصدرًا أفضل للمواد الصلبة الذائبة، وأزهاره صغيرة وليست جذابة للحشرات، وتتلقح نباتاته ذاتيًّا بدرجة عالية؛ ولذا.. فهى على درجة عالية من التجانس الوراثى. ويبدو أن هذا النوع قد تطور من النوع *S. chmielewskii*، ثم انعزل عنه بسبب خاصية التلقيح الذاتى التى يتميز بها.

يتلقح النوعان معًا، كما يتلقحان بسهولة مع الطماطم.

يُنتج النوع *S. neorickii* عددًا قليلاً من الأوراق قبل أول عنقود زهرى، ثم ينتج بعد ذلك ورقتين بين كل عنقودين زهريين، وتلك صفة هامة، يمكن الاستفادة منها فى أصناف الطماطم التى تربى رأسيًّا.

النوع *S. peruvianum*

إن وضع جميع السلالات التى كانت تُعرف بالاسم العلمى *Lycopersicon peruvianum* تحت الاسم العلمى الجديد *Solanum peruvianum* يُعد تبسيطًا مُخِلاً؛ فالأمر ليس كذلك؛ فقد وُزِّعت مختلف السلالات التى كانت تتبع النوع *L. peruvianum* على أربعة أنواع جديدة، كما يلى:

١- وُضعت بعض سلالات *L. peruvianum* ذات ثمار خضراء مخططة بالأخضر القاتم تحت *S. huaylasense*.

٢- وُضعت سلالات *L. peruvianum* ذات الثمار الخضراء إلى الخضراء الضاربة إلى البياض – وأحيانًا مع بعض التبرقش القرمزى – تحت *S. peruvianum* (شكل ٢-٣؛ يوجد فى آخر الكتاب).

٣- وُضعت بعض سلالات *L. peruvianum* ذات ثمار خضراء مخططة بالأخضر القاتم – وأحيانًا مع بعض التبرقش القرمزى – وكذلك سلالات الطراز الذى كان يُعرف بالاسم f. *glandulosum* تحت *S. corneliomuelleri*.

٤- وُضعت بعض سلالات *L. peruvianum* – وكذلك تلك التى كانت تُعرف بالصنف النباتى var. *humifusum* – وجميعها ذات ثمار خضراء مخططة بالأخضر الداكن – تحت *S. arcanum*.

لقد أُضيف إلى الأنواع البرية المعروفة من الطماطم النوعين الجديدين اللذان ينموان بريًا فى شمال بيرو، وهما: *Solanum arcanum*، و *S. huaylasense*، وهما اللذان يُعتقد بانعزالهما عن *S. peruvianum*، بالإضافة إلى انعزالين آخرين سبقت الإشارة إليهما، وهما: *S. peruvianum*، و *S. corneliomulleri* (Peralta وآخرون ٢٠٠٥).

تتميز نباتات تلك الأنواع بنموها الخضرى القوى كما تتميز – غالبًا – بثمارها الخضراء الضاربة إلى البياض التى تصبح طرية ومعرجة بخط واحد أرجوانى اللون عند

النضج. تزهر النباتات بغزارة، إلا أن بعض السلالات لا تزهر بسهولة، ويمكن — بالرغم من ذلك— تهيئتها للإزهار بتعريض النباتات لحرارة ١٥/١٠ °م (ليلاً/نهارًا) لعدة أسابيع. وتنتشر فى تلك الأنواع ظاهرة عدم التوافق الذاتى، مع التلقيح الخلطى وبروز الميسم قليلاً من المخروط السدائى؛ لذا.. فإنها تُعد من أقل الأنواع تجانسًا من الناحية الوراثية. يمكن تهجين نباتات تلك الأنواع مع الطماطم إذا استخدمت الأخيرة كأم فى التلقيحات مع زراعة الأجنة المتكونة — وهى فى مرحلة مبكرة من تكوينها — فى بيئات صناعية.

يُعتبر النوع *S. peruvianum* مصدرًا لمقاومة عديد من الأمراض، كما يعد أفضل مصادر المحتوى الثمرى المرتفع من فيتامين ج. وقد نقل منه إلى أصناف الطماطم التجارية الجينات المسئولة عن مقاومة عدة أمراض؛ منها: نيماتودا تعقد الجذور (الجين Mi)، وعفن التاج والجذر الفيوزارى (الذى يسببه الفطر *Pyrenocheata lycopersici*)، وفيرس موزايك التبغ، وفيرس التفاف القمة (عن Boukema & Den Nijs ١٩٨٤).

يتميز النوع النباتى *S. arcanum* (سابقًا: *L. peruvianum* var. *humifusum*) — عن النوع *S. peruvianum* — بأن شعيراته الغدية قصيرة وكثيفة، وسيقانه رفيعة، وأوراقه صغيرة، يقل فيها عدد الوريقات الأولية، وتخلو تمامًا من الوريقات الثانوية. وقد عُرفت سلالة واحدة متوافقة ذاتيًّا من *S. arcanum* (هى LA2157).

تُعد السلالة LA 2157 متوافقة ذاتيًّا بسبب طفرة حدثت فى عامل عدم التوافق S.

كذلك ظهرت سلالة متوافقة ذاتيًّا من *S. peruvianum* أُعطيت الاسم CMV sel INRA، يرجع أصلها إلى تلقيح بين سلالتين من *S. peruvianum*، هما PI126926، و PI128648.

كما أعطت السلالة CMV sel INRA من *S. peruvianum* عقدًا ذاتيًّا للثمار بنسبة ٨٠٪، مقارنة بنسبة عقد صفر٪ فى سلالة المقارنة LA2172 من *S. peruvianum* (Abad وآخرون ١٩٩٥).

وأظهرت السلالة LA4125 من *S. peruvianum* قدرًا كبيرًا من الخصوبة فى تلقيحاتها الذاتية، حيث أنتجت بذورًا بصورة طبيعية. وقد تميزت هذه السلالة — التى كانت الوحيدة الخصبة من بين ١٨٠ سلالة دُرست من نفس النوع — بأن أزهارها صغيرة، ومياسمها غير بارزة من المخروط السدائى أو قليلة البروز، وعقد ثمارها غزيرًا ونموها الخضرى شديد الصِغر (Graham وآخرون ٢٠٠٣).

النوع *S. chilense*

تنمو نباتات هذا النوع — الذى كان يعرف سابقًا بالاسم *L. chilense* — (شكل ٢-٤، يوجد فى آخر الكتاب) بريًا فى وسط بيرو وشمال شيلى فى مناطق صحراوية شديدة الجفاف. وترجع قدرته العالية على تحمل الجفاف إلى قوة نمو جذوره وتعمقها فى التربة. تتميز الأزهار ببروز الميسم من المخروط السدائى، وهى خلطية التلقيح. وتنتشر فى النباتات ظاهرة عدم التوافق الذاتى، إلا أنها تعد أكثر تجانسًا من نباتات النوع *S. peruvianum*. تكون الثمار خضراء اللون، وبها خطوط أرجوانية عند النضج. يتهجن هذا النوع من الطماطم بسهولة أكبر مما يحدث بين الطماطم والنوع *S. peruvianum*، ولكن تلزم زراعة الأجنة الهجين فى بيئات صناعية، كما هى عليه الحال مع هجن النوع *S. peruvinum*.

يمكن إجراء التهجين بين النوعين *S. chilense*، و *S. peruvianum*، إلا أنه لا يتكون فى الثمار العاقدة سوى عدد قليل من البذور لا يزيد على ٤٪ من العدد المتوقع. ولكن توجد ٣ سلالات من *S. peruvianum* — هى LA 107، و LA 1373، و LA 1677- تتلقح بسهولة تامة مع النوع *S. chilense*، ويمكن استخدامها كقنطرة للتهجين مع السلالات الأخرى من *S. peruvianum*.

وقد استخدم هذا النوع كمصدر لأفضل جينات المقاومة لفيرس موزايك التبغ، وهو الجين $Tm2^2$، الذى يُعتمد عليه فى مقاومة الفيرس فى معظم أصناف الطماطم الأوروبية التى تستخدم فى الزراعات المحمية. ونظرًا للسهولة النسبية التى يتهجن بها هذا النوع مع

الطماطم.. فإن بعض العلماء يميلون إلى الاعتقاد بأنه قد يمكن الاستفادة منه كمصدر لجينات المقاومة للأمراض أكثر من النوع *S. peruvianum* الذى يصعب تهجينه مع الطماطم.

النوعان *S. lycopersicoides*، و *S. sitiens*:

ينتشر هذان النوعان فى مناطق شديدة الجفاف قريبة من منطقة انتشار النوع *S. chilense*. وكلا النوعين غير متوافق ذاتيًا. وتكون الثمار الناضجة سوداء اللون فى النوع *S. lycopersicoides*، وصفراء باهتة فى النوع *S. sitiens*، وهو الذى كان يُعرف سابقًا بالاسم *S. rickii*.

هذا .. ولا تعرف سوى سلالة واحدة من النوع *S. sitiens*، وهى لا تتلقح إلا مع النوع *S. lycopersicoides*. أما النوع الأخير (*S. lycopersicoides*).. فإنه يتلقح — بسهولة نسبية — مع كل من: *S. lycopersicum*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. cheesmaniae*، و *S. pennellii* إذا استعملت الأنواع الأخيرة كأمهات فى التهجينات. وبرغم سهولة التهجين مع الطماطم.. إلا أن الهجين الجنسى الناتج يكون عقيمًا بدرجة عالية؛ بسبب اختلاف كروموسومات الجنسين.

يعتبر *S. lycopersicoides* (وهو الذى لم يتغير اسم نوعه فى التقسيم الجديد عما كان عليه) مصدرًا جيدًا لصفة القدرة على النمو والعقد فى حرارة مقدارها ١٠°م. كما أن بعض سلالاته تتحمل البرد الشديد بدرجة أكبر مما فى *S. habrochaites*، و *S. chilense*، ويتحمل بعضها الصقيع. ولكن تبقى مشكلة عقم الجيل الأول الهجين — لهذا النوع مع الطماطم — حائلاً أمام الاستفادة من هذه الصفات فى الطماطم. هذا .. ويعد النوع *S. sitiens* مقاومًا لقلوية التربة.. إلا أن نقل صفة كهذه للطماطم يتطلب اللجوء على تقنيات الهندسة الوراثية.

النوعان *S. juglandifolium*، و *S. ocranthum*

كان كلا النوعين يحمل فى التقسيم السابق نفس اسم النوع الحالى، ولكن تحت الجنس *Lycopersicon*.

وكلاهما خلطى التلقيح، وعديم التوافق ذاتيًا، وثمارهما خضراء إلى خضراء مصفرة عند النضج.

مفتاح لتمييز الطماطم وأنواعها البرية

١ : الثمار الناضجة حمراء داخليًا – يبلغ طول البذرة ١,٥ مم أو أكثر:

١-١ : يبلغ قطر الثمرة > ١,٥ سم – وحافة الورقة مسننة serrate بصورة عامة :

١-١-١ : يبلغ قطر الثمرة ٣ سم أو أكثر – يوجد بالثمرة مسكنان إلى عدة مساكن :

S. lycopersicum

١-١-٢ : يبلغ قطرة الثمرة ١,٥ – ٢,٥ سم – يوجد بها مسكنان فقط:

طراز الشيرى cerasiforme : *S. lycopersicum*

١-٢ : يقل قطر الثمرة عن ١,٥ سم ويكون – عادة – ١,٠ سم – حافة الورقة متموجة undulate أو كاملة entire:

S. pimpimellifolium

٢ : الثمار الناضجة صفراء أو برتقالية داخليًا – يبلغ طول البذرة ١,٠مم كحد أقصى :

S. cheesmaniae

٢-١ : الأوراق شديدة التفصيص – السلاميات قصيرة – توجد الشعيرات بكثافة عالية – الكأس كبير مُلتحم:

S. galapagense

٣ : الثمار الناضجة خضراء أو بيضاء داخليًا – تتباين البذور فى الحجم:

٣-١ : توجد ورقتان بالـ sympodium:

٣-١-١ : يوجد للنورات قنابات صغيرة أو لا يوجد:

٣-١-١-١ : الأزهار صغيرة — يصل قطر التويج إلى ١,٥ سم أو أقل — يبلغ طول البذرة ١,٠ مم أو أقل:

S. neorickii

٣-١-١-٢ : الأزهار أكبر — يصل قطر التويج إلى ٢,٠ سم أو أكبر — يبلغ طول البذرة ١,٥ مم أو أكبر:

S. chmielewskii

٣-١-٢ : يوجد للنورات قنابات كبيرة:

٣-١-٢-١ : تتصل المتوك فى أنبوبة — تخرج حبوب اللقاح من فتحات جانبية:

٣-١-٢-١-١ : النباتات قائمة ، عنق الزهرة يزيد عن ١٥ سم — الأزهار مزدحمة ومكتظة — الأنبوبة المتكية مستقيمة:

S. chilense

٣-١-٢-١-٢ : النباتات منتشرة — يقل عنق الزهرة عن ١٥ سم طولاً — الأزهار أقل كثافة — تنحنى الأنبوبة المتكية عند قمتها:

S. peruvianum

٣-١-٢-٢-١ : المتوك حرة:

S. pennellii

٣-١-٢-٢-١ : الأوراق والسيقان زغبية ولامعة:

L. pennellii var. *puberulum*

٣-٢ : توجد ثلاث ورقات بالـ sympodium:

S. habrochaites

٣-٢-١ : الأوراق والسيقان خالية – تقريبًا– من الزغب – السيقان نحيلة وتحتوى على صبغات أنثوسيانينية داكنة:

طراز glabratum من *S. habrochaites*

٣-٣: توجد أكثر من ثلاث ورقات بالـ sympodium:

٣-٣-١ : المتوك بيضاء إلى كريمية اللون وحواف الأوراق مجزأة dissected:

٣-٣-١-١ : الأوراق والسيقان زغبية– الثمار خضراء ضاربة للقرمزى يبلغ قطرها ١ سم – تنضج إلى عُنبة berry:

S. lycopersicoides

٣-٣-١-٢ : الأوراق والسيقان ملساء ومتشحمة تقريبًا – الثمار خضراء ضاربة إلى الصفرة يبلغ قطرها > ١ سم عادة – تنضج الثمرة إلى قوام ورقى:

S. sitiens

٣-٣-٢: المتوك صفراء – حواف الأوراق كاملة – الأوراق بيضية إلى رمحية الشكل:

٣-٣-٢-١ : الوريقات عريضة نسبيًّا والعليا منها خشنة – يوجد بالورقة – عادة – زوجان من الوريقات الجانبية – الثمار ٢-٣ سم قطرًا:

S. juglandifolium

٣-٣-٢-٢ : الوريقات ضيفة نسبيًّا وتكون العليا منها ناعمة وقطيفية – الثمار كبيرة عديدة المساكن عادة:

S. ochranthum

(عن Rick ٢٠٠٧ب)

ولقد أظهرت دراسات الواسمات CAPs، و RFLPs، و SSRs أن النوعين البريين *S. ochranthum*، و *S. juglandifolium* هما أقرب الأنواع للطماطم (باعتبار أن الطماطم والأنواع البرية القريبة منها كانت تتبع الجنس *Lycopersicon*)، بعكس ما يظهر من صعوبة التهجين بينهما وبين الطماطم (Albrecht & Chetelat ٢٠٠٩).

موطن أنواع الطماطم البرية

تتوزع أنواع الطماطم البرية على مواطنها فى أمريكا الجنوبية والوسطى، كما يلى (Hancock ٢٠٠٤):

النوع	مناطق الانتشار
S. cheesmaniae	جزر جالاباجوس
S. chilense	جنوب بيرو وشمال شيلى
S. chmielewskii	منطقة الإنديز فى بيرو
S. lycopersicum (الطماطم العادية والكريزية)	الإنديز، والبرازيل، وكولومبيا، وأمريكا الوسطى، والمكسيك
S. habrochaites	من جنوب وسط بيرو إلى شمال الإكوادور
S. neorickii	منطقة الإنديز فى بيرو
S. peruvianum	بيرو وشمال شيلى
S. pimpinellifolium	شاطئ بيرو والإكوادور
S. pennellii	وسط الإنديز فى بيرو

التباينات الوراثية فى أنواع الطماطم البرية

تكثر التباينات الوراثية فى أنواع الطماطم البرية، وخاصة فى الأنواع عديمة التوافق ذاتيًا، مثل *S. chilense*، و *S. peruvianum*، ولقد وُجد أن التباينات الوراثية تزيد فى السلالة الواحدة من الأنواع غير المتوافقة ذاتيًا عما فى جميع سلالات أى من الأنواع المتوافقة ذاتيًا. ومن المعتقد أن بيرو هى منطقة تباين الأنواع البرية.

وبالمقارنة بالأنواع البرية، فإن الطماطم تُعد فقيرة نسبيًا فى التباينات الوراثية؛ حيث قُدِّر أن جينوم الطماطم يحتوى على أقل من ٥٪ من التباينات الوراثية لأقربائها البرية؛ الأمر الذى يتبين باستخدام تقنيات الدنا (Bai & Lindhout ٢٠٠٧).

وأظهر تحليل الـ RAPD وجود تباينات وراثية كثيرة جدًا فى سلالات *S. peruvianum* فى شمال بيرو، وفى سلالات *S. chilense* فى جنوب بيرو؛ بما يجعلها مصدرًا ممكناً ومتاحًا لعديد من الصفات الهامة — التى لا تُعرف حاليًا — لأجل تحسين الطماطم (Egashira وآخرون ٢٠٠٠).

ولقد أظهرت دراسة استخدم فيها اختبار الفصل الكهربائى لأحد عشر نظام إنزيمى بالـ starchgel إمكان تقسيم أنواع الجنس *Solanum* — حسب درجة تباينها الوراثى — إلى ثلاث مجموعات، كما يلى:

١- مجموعة عالية التباين الوراثى، وتشمل *S. chilense*، و *S. peruvianum*، و *S. pennellii*.

٢- مجموعة متوسطة التباين الوراثى، وتشمل: *S. chmielewskii*، و *S. neorickii*، و *S. pinpinellifolium*.

٣- مجموعة منخفضة التباين الوراثى، وتشمل: *S. cheesmaniae*، و *S. galapagense*، و *S. lycopersicum*.

وقد تبين أن أقرب الأنواع لـ *S. lycopersicum* النوع *S. pimpinellifolium*، وأبعدها النوع *S. sitiens* (Bertó وآخرون ١٩٩٣).

التلقيح السائد فى الطماطم وأنواعها البرية

يتباين نظام التلقيح فى مختلف أنواع الجنس *Solanum*، كما يلى:

١- أنواع ذاتية التلقيح كلية تقريبًا، وتشمل *S. cheesmaniae*، و *S. glapagense*، و *S. neorickii*.

٢-أنواع خصبة ذاتيًا وتُظهر درجات متفاوتة من التلقيح الخلطى الاختيارى، وتشمل *S. chmielewskii*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. lycopersicum*، والطرز المتوافقة ذاتيًا من *S. habrochaites*، و *S. pennellii*.

٣-أنواع غير متوافقة ذاتيًا وخلطية التلقيح إجباريًا، وتشمل *S. chilense*، و *S. habrochaites*، و *S. pennellii*، و *S. peruvianum* (عن Buiatti & Morpurgo ١٩٩٠).

ظاهرة عدم التوافق فى أنواع الجنس *Solanum*، وطبيعة التلقيح فيها

سبقت الإشارة إلى الأنواع التى تنتشر فيها ظاهرة عدم التوافق، وهى:

١-أنواع توجد الظاهرة فى جميع سلالاتها المعروفة، وهى: *S. chilense*، و *S. juglandifolium*، و *S. lycopersicoides*، و *S. ochranthum*، وجميعها خلطية التلقيح.

٢-أنواع توجد الظاهرة فى كثير من سلالاتها، إلا أن بعض سلالاتها متوافقة ذاتيًا، وهى: *S. habrochaites*، و *S. pennellii*، و *S. peruvianum*، يحدث التلقيح الخلطى بين سلالات كل نوع منها، ولكنه لا يحدث بين الأنواع المختلفة. ويقوم النحل بعملية التلقيح الطبيعى فى الموطن الأصلى لتلك الأنواع.

إن ظاهرة عدم التوافق فى هذه الأنواع هى من النظام الجاميطى gametophytic system، وهى صفة بسيطة سائدة، تظهر فى الجيل الأول للتلقيحات بين هذه الأنواع والطماطم، وتعرقل برنامج التربية فى مراحله الأولى (Rick ١٩٧٢ و ١٩٨٨).

وقد وجد Hogenboon (١٩٧٢) حالة عدم توافق فى النوع *S. peruvianum* كانت حساسة لدرجة الحرارة؛ حيث كانت النباتات متوافقة ذاتيًا فى حرارة ٤٠°م، بينما كانت غير متوافقة ذاتيًا فى درجات الحرارة الأقل من ذلك. وتبين أن حساسية الظاهرة لدرجة الحرارة كانت صفة بسيطة ومتنحية.

أما الأنواع الذاتية التلقيح فإنها تقسم إلى فئتين، كما يلي:

١- أنواع ذاتية التلقيح، وتشمل كلاً من: *S. lycopersicum*، و *S. cheesmaniae*، و *S. galapagense*، و *S. neorickii*.

٢- أنواع اختيارية التلقيح ومتوافقة ذاتيًّا، وتشمل كلاً من *S. chmielewskii*، و *S. pimpinellifolium*. وغالبًا.. لا تزيد نسبة التلقيح الخلطى الطبيعى فى معظم سلالات أى من النوعين – على ١,٥٪ (Rick ١٩٨٨).

إن ظاهرة عدم التوافق التى توجد فى بعض الأنواع البرية من الجنس *Solanum*: هى من النوع الجاميطى الذى يتحكم فيه آليلات متعددة للجين S ولا يُعرف سوى منتَج واحد لهذا الموقع الجينى هو عبارة عن سلسلة من الـ extracellular ribonucleases (اختصارًا: S-RNases) يُعبَّر عنها فى قلم الزهرة المكتمل التكوين وتُحدِّد مظهره فيما يتعلق بتفاعل عدم التوافق (عن Dodds وآخرين ١٩٩٩).

الفصل الثالث

التهجينات بين أنواع الجنس *Solanum*

حظيت دراسات التهجين بين الطماطم ومختلف أنواع الجنس *Solanum* – البرية منها والمنزرعة – بقدر كبير من اهتمامات مربى الطماطم فى سعيهم لنقل الصفات الاقتصادية الهامة منها إلى الطماطم. وكان إصرارهم على تحقيق النجاح فى تلك التهجينات النوعية وراء التقدم الهائل فى تربية الطماطم. ونخصص هذا الفصل لجهود محاولات تحقيق النجاح فى إجراء تلك الهجن.

إمكانيات نجاح التهجينات بين مختلف أنواع الجنس *Solanum*

يلخص جدول (٣-١) مدى إمكانية نجاح الهجن النوعية بين تسعة أنواع من الجنس *Solanum* (عن Hogenboom ١٩٧٣، و Taylor ١٩٨٦). يتضح من الجدول أن الأنواع *S. lycopersicum*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. cheesmainiae*، و *S. neorckii*، و *S. chmielewskii* تتلقح مع بعضها البعض غالبًا، وتتلقح مع الأنواع الأخرى بدرجات متفاوتة من التعقيد.

جدول (٣-١): مدى إمكانية نجاح الهجن النوعية بين مختلف أنواع الجنس ***Solanum***[أ]

الآباء / الأمهات	*S. lyco.*	*S. pimp.*	*S. chmi& S.neorck..*	*S. chees.*	*S. penn.*	*S. habro*	*S. chi.*	*S. peruv.*
S. lyco.	C	C	C	C	C	C	EA	EA
S. pimp.	C	C	C	C	C	C	EA	EA
S. chmi. & S.neorck.	C,UI,EA	C,UI	C	C	C	EA	EA	EA
S. chees.	C	C	C	C	?	?	EA	EA
S. penn.	UI	UI	UI	?	SI	EA	EA	EA
S. habro.	C,UI	C,UI	C,UI	?	EA	C,SI,UI	?	EA
S. chi.	UI	UI	UI	UI	EA	?	SI	EA
S. peruv.	UI	UI	UI	UI	EA	UI	EA	SI

(أ) C: التلقيح متوافق Compatible ولا توجد موانع.

SI: يوجد عدم توافق ذاتى Self Incompatibility.

UI: يوجد عدم توافق عند إجراء التلقيح فى هذا الاتجاه Unilateral Incompatibility

EA: يفشل الجنين فى إكمال نموه Embryo Abortion.

?: لا تعرف إمكانات نجاح هذا التهجين.

هذا.. وجميع أنواع الطماطم البرية ذات الثمار الخضراء — سواء أكانت متوافقة ذاتيًا، أم غير متوافقة ذاتيًا — لا تقبل التلقيح بحبوب لقاح الطماطم؛ بسبب حالة عدم التوافق للتلقيحات فى هذا الاتجاه unilateral incompatibility، وهى ظاهرة تحدث فى قلم الزهرة، وتمنع حدوث التهجينات النوعية فى هذا الاتجاه؛ مما يمنع الاستفادة مما قد يوجد بتلك الأنواع البرية من عوامل سيتوبلازمية مرغوب فيها قبل العقم الذكرى السيتوبلازمى.

وبينما لا يقبل النوع البرى *S. lycopersicoides* حبوب لقاح الطماطم، فإن حبوب لقاح النوع *S. pennellii* تتوافق مع كل من *S. lycopersicoides* وهجينه مع الطماطم.

وقد أمكن التعرف على ما لا يقل عن ثلاثة عوامل جاميطية تقع على الكروموسومات ١، و٦، و١٠ تُحدد توافق حبوب اللقاح أو عدم توافقها، وأمكن تحديد مواقع تلك العوامل بدقة (Li & Chetelat ٢٠٠٩).

ولقد وجد أن حالة عدم التوافق التى توجد فى الأنواع ذات الثمار الخضراء، وهى: *S. peruvianum*، و *S. arcanum*، و *S. corneliomulleri*، و *S. huaylasense*، و*S. habrochaites*) تُماثل تلك التى توجد فى الجنس *Nicotiana* (McGuire & Rick ١٩٥٤).

ولقد أظهرت تلقيحات بين صنفين من الطماطم وبين كلاً من: سلالتين من *S. arcanum*، وخمس سلالات من *L. peruvianum*، وسلالتين من *S. chilense* أن حالة عدم التوافق — معبرًا عنها بعدد البذيرات ovules النابتة/ ثمرة — كانت أشد ما

يمكن فى سلالتى *S. arcanum*، وكانت وسطية فى سلالات *S. peruvianum*، بينما كانت أقل ما يمكن فى سلالتى *S. chilense*. وقد استمرت حالة عدم التوافق حتى نباتات الجيل الأول للتلقيح الرجعى الأول، وهى التى لم تُنتج عددًا أكبر من البذيرات النابتة/ثمرة عما أعطته نباتات الجيل الأول (Takashina وآخرون ١٩٩٧).

معوقات نجاح الهجن النوعية فى الجنس *Solanum*

تتساوى جميع أنواع الجنس *Solanum* فى عدد الكروموسومات، كما تتشابه كروموسوماتها المثيلة إلى حد كبير؛ لذا فإن موانع نجاح الهجن النوعية لا يمكن إرجاعها إلى أسباب كروموسومية، وإنما لا بد أنها ترجع إلى الاختلافات الجينية الكبيرة، التى نشأت بين الأنواع المختلفة خلال مراحل تطورها.

وتقسم معوقات نجاح الهجن النوعية إلى قسمين، هما:

١- المعوقات السابقة للإخصاب presyngamic.. من أهمها ما يلى:

أ- عدم قدرة الأنبوبة اللقاحية على النمو فى قلم زهرة من نوع آخر؛ مما يمنع الإخصاب، وعقد الثمار. تعتبر تلك أكثر أنواع المعوقات شيوعًا، وهى تتشابه — إلى حد كبير مع حالات عدم التوافق التى توجد فى الأنواع *S. pennellii*، و *S. chilense*، و *S. peruvianum*، إلا أنهما تختلفان فى عدة نواح؛ لذا وجب تمييز كل منهما عن الأخرى. وقد اقترح Hogenboon (١٩٧٢) اسم incongruity لهذا النوع من العوائق.

ب- حالات عدم التوافق التى تؤدى إلى عدم إنبات حبوب اللقاح، كما يحدث عند تلقيح أى من النوعين *S. chilense*، و *S. peruvianum* بحبوب اللقاح من أى من الأنواع *S. lycopersicum*، أو *S. pimpinellifolium*، أو *S. cheesmaniae*، أو *S. chmielewskii*، أو *S. neorickii*، إلا أن اكتشاف سلالات متوافقة ذاتيًا من *S. peruvianum* جعل من الممكن استخدامها كأمهات فى التهجينات السابقة الذكر.

٢- المعوقات التالية للإخصاب postsyngamic.. من أهمها ما يلى:

أ- فشل الجنين فى إكمال نموه embryonic breakdown بعد إجراء التهجين. يحدث ذلك عند تلقيح أى من الأنواع *S. lycopersicum*، و *S. pimpinellifolium*، و *S. cheesmaniae*، و *S. chmielewskii*، و *S. neorickii* بحبوب لقاح من أى من النوعين *S. chilense*، و *S. peruvianum*. ففى هذه التهجينات.. يتوقف نمو الجنين فى المراحل المبكرة جدًّا من نموه عندما يكون الأب *S. peruvianum*، وفى مراحل متأخرة إلى حد ما عندما يكون الأب *S. chilense*. ويتم التغلب على هذه المشكلة بفصل الأجنة وزراعتها فى بيئات خاصة، إلى أن تنمو البادرات الهجين، حيث تشتل بعد ذلك فى التربة. وتعد هذه المشكلة أكثر تعقيدًا فى الهجن النوعية مع *S. peruvianum* التى تتوقف فيها الأجنة عن النمو فى مرحلة مبكرة من تكوينها، مقارنة بأجنة الهجن النوعية مع *S. chilense*، التى لا تبدأ فى الاندثار إلا بعد بلوغها حجمًا مناسبًا، بحيث يمكن فصلها وزراعتها بسهولة نسبيًّا.

ب- عدم حدوث انعزال وراثى حر، بحيث يصعب استرجاع صفات النوع المرغوب. فمثلاً يكون الهجين النوعى *S. lycopersicum* x *S. pennellii* خصبًا بدرجة تسمح بإنتاج نسل منه، ويكون من السهل إجراء التهجين الرجعى للجيل الأول إلى الطماطم، إلا أنه لا يحدث انعزال حر للجينات فى المواقع القريبة من السنترومير، مما يعيق استرجاع صفات الأب الرجعى، ويبطئ من التقدم فى برنامج التربية.

هذا.. وقد توجد - أحيانًا - عوائق أمام نجاح الهجن بين سلالات كانت تنتمى لأصناف نباتية لنفس النوع؛ فالنوع *S. arcanum* (الذى كان يعرف بالصنف النباتى *L. peruvianum* var. *humifusum*) لا يلقح مع معظم سلالات *S. peruvianum* (الذى كان يُعرف بالصنف النباتى المثل للنوع .. *L. peruvianum* var. *peruvianum*). فعند إجراء التلقيحات بينهما.. تعقد الثمار بصورة طبيعية، إلا أن الأجنة تتوقف عن النمو بعد فترة من بداية تكوينها، وبذا.. لا تتكون أية بذور مكتملة النمو. ويحدث ذلك أيا كان اتجاه التهجين (Rick ١٩٧٩ب).

كذلك توجد عوائق أخرى نشأت من العزل الجغرافى لنوع ما عن بقية الأنواع، ويعد النوع *S. cheesmaniae* أفضل مثال على ذلك. ينتشر هذا النوع فى جزر جالاباجوس، كما لا يوجد ناميًا بريًّا فى أى مكان آخر. ويمكن التهجين بسهولة بينه وبين الأنواع القريبة مثل *S. lycopersicum*، و *S. pimpnellifolium*، ويكون الجيل الأول الهجين والأجيال التالية تامة الخصوبة، فلا تفشل الجاميطات فى التكوين بنسبة أكبر مما يحدث فى الآباء؛ إلا أن كثيرًا من النباتات المنعزلة تكون غير مثمرة، وضعيفة النمو، مما يدل على وجود حالة من عدم التناسق بين جينات نوعى الآباء، ترتبت على تطور كل منهما منفصلاً ومعزولاً — كليًّا — عن النوع الآخر.

التهجين بين الطماطم والنوع *S. peruvianum*

مشاكل التهجين

تؤدى حالة عدم التوافق — التى توجد فى النوع *S. peruvianum* — إلى استحالة استخدامه كأم فى التلقيحات مع الطماطم، حيث يتوقف نمو الأنابيب اللقاحية قبل حدوث الإخصاب، كما لا يحدث تخصيب للبيضات حتى لو وصلت أية أنبوبة لقاحية فى نموها إلى موضع البيضات فى المبيض، وبذلك لا تعقد الثمار، ويطلق على استحالة إجراء التهجين بين النوع *S. peruvianum* والطماطم — عند استخدام النوع البرى كأم — اسم unilateral incompatibility. أما عند استخدام النوع البرى كأب فى تلقيحات مع الطماطم.. فإنه يحدث إخصاب، وتعقد الثمار، وتستمر فى نموها، إلا أنها تكون خالية من البذور؛ نظرًا لأن الأجنة الهجين تتوقف عن النمو فى مرحلة مبكرة من تكوينها، ثم تندثر ويطلق على ظاهرة اندثار الأجنة اسم embryo abortion.

وقد ذكر أن حالة عدم التوافق التى من جانب واحد فى التلقيحات بين الطماطم و *S. peruvuanum* مردها إلى وجود معقد من العوامل المستقلة (Hogenboom ١٩٧٢أ)، يتحكم فيها جينات سائدة مستقلة. وتكسر حالة عدم التوافق تلك عند حدوث انعزال فى جينات متنحية يتأثر بعضها بالعوامل البيئية (Hogenboom ١٩٧٢ب).

ومن الثابت حاليًّا أن حالة عدم التوافق الذاتى فى النوع *S. peruvianum* يتحكم فيها آليلات متعددة للجين S. وقد يمكن خفض شدة عدم التوافق بالمعاملة ببعض منظمات النمو، وبزيادة الرطوبة النسبية، وبالتلقيح البرعمى فى ظروف بيئية معينة، وذلك قبل بدء تفتح الزهرة بنحو ٢-٣ أيام. كذلك تتميز الأنواع عديمة التوافق الذاتى بتعدد أشكالها المظهرية فى تلك الخاصية (polymorphic)؛ مما يسمح بانتخاب سلالات منها تكون متوافقة ذاتيًّا ويمكن تهجينها من الطماطم (Kalloo ١٩٩٣).

ولقد تباينت البذور التى أنتجتها نباتات الجيل الأول للهجين النوعى: *S. lycopersicum* x *S. peruvianum* فى الحجم واللون، وكان من الضرورى إعادة زراعة البذور الصغيرة الخضراء مرة أخرى فى بيئة صناعية؛ حيث أمكنها — حينئذٍ — النمو مباشرة إلى نباتات دون المرور بمرحلة كالوس. أما البذور الكبيرة البنية اللون فقد زُرعت فى التربة مباشرة. وبينما أعطت البذور الكبيرة الحجم نباتات أقرب فى صفاتها إلى *S. lycopersicum*، فإن البذور الصغيرة أنتجت نباتات أقرب فى شكلها المظهرى للنوع *S. peruvianum*. وقد تباينت الثمار الهجين فى اللون من الأخضر المخطط إلى الأصفر أو البرتقالى عند اكتمال تكوينها، وكان حجمها أكبر قليلاً من ثمار *S. peruvianum*. وكانت جميع نباتات الجيل الأول غير متوافقة ذاتيًّا، بينما كانت بعض نباتات الجيلين الثانى والثالث التى حُصِلَ عليها من تلقيحات أخوية متوافقة ذاتيًّا. وقد أظهرت اختبارات التقييم لنباتات من عشيرتى الجيلين الثانى والثالث انعزالاً فى صفات المقاومة لكل من فيرس ذبول الطماطم المتبقع وصانعات أنفاق الطماطم (Segeren وآخرون ١٩٩٣أ).

وسائل التغلب على مشاكل التهجين

حظى الهجين النوعى بين الطماطم والنوع البرى *S. peruvianum* — عند استخدام الأخير كأب — باهتمام كثير من الباحثين، فى محاولة منهم للتغلب على مشكلة اندثار الأجنة.

ومن أهم المحاولات التى أمكن التوصل إليها فى هذا الشأن، ما يلى:

١- استخدمت مزارع الأجنة — لأول مرة فى التهجينات النوعية فى الجنس *Lycopersicon* — وذلك لأجل تأمين الحصول على نباتات جيل أول من التهجين *S. lycopersicum* (cv. Michigan State Forcing) × *S. peruvianum* (P. I. 128657). ومن بين ٥٠ — ٦٠ جنين ثم فصلها وزرعت فى البيئة الصناعية نجحت زراعة ثلاثة منها ووصلت نباتاتها إلى حجم صالح للزراعة فى التربة (Smith ١٩٤٤).

وجدير بالذكر أن نباتات الجيل الأول الهجين لا يمكن تهجينها — رجعيًّا — إلى الطماطم، إلا بعد اللجوء إلى مزارع الأجنة مرة أخرى. أما التهجينات الرجعية التالية لذلك.. فإنها تنجح دونما حاجة إلى مزارع الأجنة، وتعطى بذورًا مكتملة النمو (عن Thomas & Pratt ١٩٨١). وقد نجح اتباع هذه الطريقة واستخدمها الكثيرون (مثل Saccardo وآخرون ١٩٨١) فى التغلب على ظاهرة اندثار الأجنة فى هذا الهجين النوعى.

وتكمن صعوبة هذه الطريقة فى ضرورة فصل الأجنة عن الإندوسبرم وهى مازالت فى مرحلة مبكرة جدًّا من تكوينها إلى درجة يصعب معها تداولها. وقد وجد Barbano & Topoleski (١٩٨٤) أن الإندوسبرم يختفى تمامًا بعد ١٠ أيام من التلقيح، إلا أن الجنين يستمر فى النمو ككتلة غير متميزة من خلايا الكالوس callus، إلى أن يندثر — تمامًا — بعد مرور ٢٤ يومًا على التلقيح.

وزُرعت أجنة طماطم بعمر ١٥ يومًا — فقط — على بيئات متنوعة، وكان أفضلها تلك التى احتوت على تركيزات عالية من الأملاح والسكروز، مع تركيزات منخفضة من الفيتامينات والأحماض الأمينية (Neal & Topolski ١٩٨٣).

وأمكن تلقيح الطماطم مع النوع البرى *S. peruvianum* بنجاح، بعزل الأجنة الناتجة وهى فى مرحلة النمو الكروى globular stage — بعد ١٣-١٥ يومًا من إجراء التلقيح — وزراعتها فى بيئة صناعية، وذلك بعد كل من التهجين النوعى والتلقيح

الرجعى الأول إلى الطماطم. أعطت تلك الطريقة أجنة خضرية تطورت إلى نبيتات plantlets، وذلك بمعدل ٥-٩ نبيتات لكل جنين مزروع (Chen & Adachi ١٩٩٦).

كذلك أمكن الحصول على هجن نوعية من التهجين *S. lycopersicum* × *S. peruvianum* بزراعة الأجنة غير المكتملة التكوين فى بيئات صناعية، حيث تكون منها نسيج كالوس ذات خلايا جنينية، تكونت منها نموات خضرية. ونظرًا لأن جميع الأجنة المتكونة من هذا التهجين النوعى تُجهض وتندثر بعد ٢٥ يومًا من التلقيح، فقد استخدمت الأجنة وهى بعمر ١٥-٢٥ يومًا فى مزارع الأجنة. وقد استخدمت لذلك بيئات بتركيزات مختلفة من الأوكسينات والسيتوكينيات وإضافات أخرى متنوعة، وكانت أفضل البيئات تلك التى احتوت على ١٠ ميكرومول من 6-BA، و ٢,٥ ميكرومول من IAA، وهى التى أدت إلى إنتاج كالوس من نحو ٢٠٪ من الأجنة غير المكتملة التكوين التى تمت زراعتها. وقد أمكن عزل أربع سلالات كالوس أعطت نموات طبيعية، وتمت أقلمة النبتات المجذرة على ظروف الصوبة، وأعقب ذلك شتل ١٢٨ هجينًا فى الحقل. وقد ظهرت الطبيعة الهجين لتلك النباتات من صفاتها المورفولوجية مثل لون وشكل الأوراق والثمار، وبروز ميسم الأزهار، والزغبية. وقد أيَّد تحليل الأيزوزيم لكل من الـ acid phosphatase، والـ phosphoglucoisomerase الطبيعة الهجين لنباتات الجيل الأول (Segeren وآخرون ١٩٩٣ب).

ولقد قدَّم Sánchez-Donaire وآخرون (٢٠٠٠) شرحًا عمليًّا مفصلاً لطريقة التهجين بين الطماطم و *S. peruvianum* بالاعتماد على فصل الأجنة وزراعتها فى بيئات صناعية.

٢- أمكن تهجين الطماطم - بنجاح - مع *S. peruvianum* باستعمال مخلوط من حبوب لقاح الطماطم مع *S. peruvianum*. ومع استعمال صنف من الطماطم - كأم - يحتوى على جين مُعلِّم متنح لصفة تظهر فى طور البادرة.. فإن جميع البادرات التى تعطيها البذور التى تنتج من التلقيح المختلط - والتى لا تحمل صفة البادرة المعلمة -

تكون هجينًا؛ علمًا بأن البذور تكون كثيرة العدد فى كل ثمرة، إلا أن البذرة الهجين تكون نسبتها منخفضة؛ فهى لا تتعدى ١–٥ بذور هجين لكل ١٠٠ زهرة ملقحة. ويمكن زيادة كفاءة هذه الطريقة بتلقيح مُزدوج، يكون أولهما باستعمال حبوب لقاح *S. peruvianum*، وثانيهما — بعد فترة وجيزة — باستعمال حبوب لقاح الطماطم (Laterrot ١٩٨٣). وتنتج بذور الجيل الثانى بتلقيح نباتات الجيل الأول الهجين بخليط من حبوب لقاح جميع هذه النباتات. ويجرى التهجين الرجعى الأول بنفس طريقة إنتاج بذور الجيل الأول الهجين (عن Makkouk & Laterrot ١٩٨٣). وقد تمكن Saccardo وآخرون (١٩٨١) من تطبيق طريقة مخلوط حبوب اللقاح لإنتاج بذور التهجين الرجعى الأول باستعمال مخلوط من حبوب لقاح عدد كبير من أصناف وسلالات الطماطم — التى تختلف فى خلفيتها الوراثية — فى تلقيح نباتات الجيل الأول الهجين.

٣– وجد C.M. Rick سلالتين من *S. peruvianum* (هما: LA1708 و LA2172) تتهجنان بسهولة تامة مع الطماطم؛ وتبين أن الجيل الأول الهجين كان متوافقًا ذاتيًّا جزئيًّا، وأمكن تهجينه رجعيًّا إلى الطماطم. وقد ذكر Lindhout & Purimahua (١٩٨٨) أن هاتين السلالتين لا تتلقحان مع أية سلالة أخرى من النوع *S. peruvianum* بالرغم من انتمائهما — موروفولوجيا — إلى هذا النوع، ولم يمكن استعمالهما كقنطرة للتلقيح بين الطماطم والسلالات الأخرى من *S. peruvianum*. إلا أن Lobo & Marulanda (١٩٨٩) وجدا أن الهجين بين سلالة الطماطم الكريزية LA2394 كأم، والسلالة LA1708 من *S. peruvianum* كأب كان خصبًا، وكانت نباتات الجيل الأول الهجين خصبة فى تهجيناتها مع السلالات الأخرى من *S. peruviannum*، وأعطت التلقيحات بينها أعدادًا كبيرة من البذور الجيدة؛ مما يسمح باستعمال هذا الهجين النوعى كقنطرة وراثية بين كل من الطماطم، و *S. peruvianum*.

٤– وجدت اختلافات بين أصناف وسلالات الطماطم فى قدرتها على إنتاج نسل هجين بأعداد كبيرة نسبيًّا عند تهجينها مع سلالات من النوع البرى *S. peruvianum* (Sacks وآخرون ١٩٩٧).

وفى محاولة للتغلب على ظاهرة صعوبة التهجين بين الطماطم والنوع *S. peruvianum*، تم تلقيح ٤١ صنفًا وسلالة من الطماطم بخليط من حبوب لقاح ٥ سلالات من النوع البرى. وأعقب ذلك زراعة أكبر ١٥ بذيرة من كل ثمرة ناضجة على بيئة صناعية لمدة شهر. وقد حُصِلَ بهذه الطريقة على ٧٥٣ هجينًا من ١٢٢٨ ثمرة، وتبين وجود اختلافات جوهرية بين التراكيب الوراثية للطماطم فى قابليتها للتلقيح مع النوع البرى، ويتعين انتخاب الأكثر قابلية منها للتلقيح عند الرغبة فى إنتاج هذا التهجين النوعى (Sacks وآخرون ١٩٩٧).

٥- أمكن تجنب ظاهرة عدم التوافق الذاتى فى النوع *S. peruvianum* بتحفيز إنبات حبوب اللقاح ونموها فى متاع الزهرة غير المكتمل النمو، قبل تفتح الزهرة بيومين إلى ثلاثة أيام، وذلك بتهيئة ظروف خاصة لذلك. ونظرًا لأن المياسم غير المكتملة النمو لا يوجد بها إفرازات تكفى لإنبات حبوب اللقاح، فإن البديل الفعّال كان بوضع طبقة رقيقة من بيئة إنبات حبوب اللقاح بين الميسم وطبقة أخرى من زيت معدنى يحتوى على حبوب لقاح. سمح ذلك الإجراء بإنبات حبوب اللقاح، ونمو بعضها خلال القلم. وعلى الرغم من نجاح التلقيحات وسهولة إجرائها تحت ظروف الحقل، فإن نسبة كبيرة من البذور فشلت غى إكمال نموها، وظهرت تشوهات موروفولوجية كبيرة وكثيرة بين البادرات أدت إلى موت بعضها؛ مما يدل على وجود مواقع قوية تظهر بعد الإخصاب وتكوين الزيجوت الناشئ عن مثل هذا التلقيح الذاتى (Gradziel & Robinson ١٩٨٩).

٦- أدت معاملة مياسم براعم أزهار *S. peruvianum* ببيئة صناعية تحتوى على إفرازات مياسم الطماطم إلى السماح بإنبات حبوب لقاح الطماطم ونموها فى المبايض غير المكتملة التكوين للنوع البرى، ولكن لم يمكن الحصول على أى نبيتات من ذلك التلقيح. هذا.. بينما حُصِلَ على نباتات هجين نوعى عندما أُجرى التلقيح العكسى، مع استعمال سلالة منتخبة من *S. peruvianum* تتوافق مع الطماطم. وسمح التلقيح البرعمى للنوع البرى – باستعمال حبوب لقاح من هذا الهجين النوعى – بنمو أجنة مكتملة التكوين والحصول على نبيتات منها (Gradziel & Robinson ١٩٩١).

٧- كانت معاملة الميسم والمبيض بجامض البوريك H_3BO_3، وحامض الجيريلليك GA_3، ثم زراعة البذور غير المكتملة التكوين الناتجة أكثر الطرق فاعلية للتغلب على مشاكل التهجين النوعى مع السلالة PI126944 من *S. peruvianum*، وهى الأعلى مقاومة لكل من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وفيرس ذبول الطماطم المتبقع (Picó وآخرون ٢٠٠٢).

التهجين بين الطماطم والنوع *S. habrochaites*

هذا التهجين ممكن ولا توجد فيه مشاكل

ولقد وُجدت تباينات بين ٧ تراكيب وراثية من الطماطم و٣٦ سلالة من *S. habrochaites* فى قابليتها للتلقيح النوعى معًا. وقد تبين أن سلالات *S. habrochaites* التى وجدت — أصلاً — نامية فى الجزء الجنوبى لمدى التوزيع الجغرافى الطبيعى للنوع (إكوادور وبيرو) أعطت — بصورة عامة — من صفر إلى قليل من البذور/ثمرة فى تهجيناتها مع الطماطم، بالمقارنة مع السلالات التى وجدت — أصلاً — نامية فى الجزء الشمالى من مدى التوزيع الجغرافى للنوع، والتى أعطت عددًا أكبر من البذور/ثمرة (Sacks & St. Clair ١٩٩٨).

التهجين بين الطماطم والنوع البرى *S. pennellii*

ينجح التهجين *S. lycopersicum* × *S. pennellii*، إلاّ أن التهجين العكسى يفشل؛ بما يعنى أن الفشل فى التهجين العكسى لا يرجع إلى وجود عدم توازن وراثى كبير أو إلى شذوذ كروموسومى. وقد وجد أن عدم عقد البذور فى التهجين *S. pennellii* × *S. lycopersicum* كان مرده إلى عدم قدرة الأنابيب اللقاحية على النمو لأكثر من ٢-٣ مم فى القلم؛ هذا.. بينما نجد فى التلقيحات (الأخرى) غير المتوافقة أن الأنابيب اللقاحية تنمو ببطء، ولكنها تفشل فى عقد بذور. ويعنى ذلك أن حالة تهجين *S. pennelli* كأم مع الطماطم تختلف بوضوح عن حالة عدم التوافق، حيث يختلفان فى الظاهرة ومكان وتوقيت التعبير عنها فى القلم. ولذا.. فإن من المعتقد أن حالة التهجين *S. pennelli* × *S. lycopersicum* تمثل تنافر أو تعارض فى اتجاه معين unilateral incongruity (اختصارًا: UI)، وليس عدم

توافق incompatability. وقد تبين من دراسات استخدمت فيها كيميرا مختلفة أن ظهور حالة الـ UI يتطلب أن تكون الأم من *S. pennellii* فى أى من الـ LI (الطبقة ١ layer 1) أو كل من الـ LI، والـ LII (أى layer 2)، وأن يكون الأب من *S. lycopersicum* فى أى من الـ LII أو كل من الـ LI، والـ LII (Liedl وآخرون ١٩٩٦).

وقد تبين أن حالة عدم التوافق التى تظهر عند تهجين الطماطم بحبوب لقاح من النوع *S. pennellii* مردها إلى جينات رئيسية توجد بحبوب لقاح النوع البرى وتُحمل على الكروموسومات أرقام ١، و٦، و١٠ (Chetelat & DeVerna ١٩٩١).

التهجين بين الطماطم والنوع البرى *S. chilense*

مشاكل التهجين

يصعب إجراء هذا التهجين، ولقد وجد من تلقيحات بين الطماطم وسلالات من كل من *S. chilense*، *S. peruvianum* أن بذيرات (أجنة فى مراحل التكوين الأولية للبذور) قليلة فقط من كل تلقيح كانت لديها القدرة على الإنبات، وهى التى كانت ذا لون بنى مُصفر فاتح (أفتح لونًا) وأكثر استدارة فى الشكل عن البذيرات الأخرى. وأوضحت الدراسة المجهرية وجود ٢٣ جنينًا غير مكتمل النمو فى ٣٠ بذيرة فى التهجين مع السلالة PI 28652 من *S. chilense*. وتبين أن الفحص المظهرى للبذيرات كان دليلاً دقيقًا لحسن اختيار البذيرات التى يمكنها الإنبات على البيئات الصناعية من التلقيحات بين الطماطم وكل من النوعين البريين (Chen & Imanishi ١٩٩١).

وفى دراسة أخرى حُصِلَ على ٢١ بذرة هجين من ١٩٢٠ ثمرة (بنسبة ١,١٪) أُنتجت من ٢١٢٨ تلقيحًا بين سلالتين من الطماطم كأمهات وتسع سلالات من *S. chilense* كآباء (Gordilla وآخرون ٢٠٠٣).

وسائل التغلب على مشاكل التهجين

وجد أن أنسب الوسائل للتغلب على مشاكل التهجين بين الطماطم والنوع *S. chilense* كانت كما يلى:

١– كان إجراء التلقيحات بخليط من حبوب اللقاح (١:١؛ برى: طماطم) ناجحًا فى الحصول على هجن نوعية من *S. chilense* (السلالتان: LA1932، LA1963) اللتان أظهرتا أقل قدر من العوائق بعد الإخصاب.

٢– كانت الاستعانة بمزارع الأجنة مفيدة فى تهجينات الطماطم مع سلالتى *S. chilense* المذكورتين أعلاه، وكذلك مع سلالات *S. peruvianum* (PI143679، وPI126944)، وهى التى وجدت فيها أجنة تخطت المرحلة الكروية globular stage بعد التهجين.

٣– كان الجمع بين هاتين الإستراتيجيتين وغيرهما ضروريًّا لنجاح التهجينات النوعية مع السلالات التى اشتدت فيها موانع التهجين.

٤– سمح خليط من حبوب اللقاح بنسبة ١٠ : ١ (برى: طماطم)، مع زراعة الأجنة بنجاح الهجن النوعية مع السلالة LA1938 من *S. chilense*.

وقد استخدمت نفس التقنيات السابقة فى إجراء التهجين الرجعى الأول (Picó وآخرون ٢٠٠٢).

٥– أعطت المعاملة بالـ NAA لثمانى أيام متتابعة نتائج أفضل من عدم المعاملة أو المعاملة بأى من الـ BA أو الـ GA_3.

٦– تتباين سلالات النوع البرى وسلالات وأصناف الطماطم فى نجاح التهجينات؛ فمثلاً كانت السلالة البرية LA2759 من *S. chilense* هى الأفضل جوهريًّا فى عدد تهجيناتها الناجحة مع الطماطم؛ حيث حُصل منها على سبعة هجن من ٢٩٥ ثمرة، مقارنة بالسلالة LA130 التى لم تُعط أى هجين من ٢٩٣ ثمرة. أما باقى السلالات البرية فكانت وسطًا بينهما. كما تجدر الإشارة إلى أن التلقيحات مع سلالة الطماطم Fla 7613 أنتجت عشرة أضعاف عدد الهجن التى أعطتها التلقيحات مع سلالة الطماطم 89S (Gordilla وآخرون ٢٠٠٣).

التهجين بين الطماطم والنوع البرى *S. lycopersicoids*

على الرغم من سهولة إجراء التهجين بين الطماطم كأم، والنوع *S. lycopersicoides* كأب، والحصول على بذور من هذا الهجين الجنسى.. إلا أن نباتات الجيل الأول تكون عقيمة عقمًا تامًّا. وقد أمكن مضاعفتها بالكولشيسين، وإنتاج نباتات متضاعفة هجينيًّا alloploids، تحتوى على الهيئتين الكروموسوميتين الكاملتين للأبوين، وإكثار هذه النباتات بالتلقيح فيما بينها.. إلاّ أن ذلك لم يفد فى تحسين الطماطم؛ إذ فشلت التلقيحات الرجعية إلى الطماطم.

وقد أمكن إنتاج نباتين ثلاثيين متضاعفين هجينيًّا، يحتوى كل منهما على الهيئة الكروموسومية الكاملة للطماطم مع العدد الأحادى لكروموسومات النوع *S. lycopersicoides*. استخدم فى إنتاج هذ الهجين الثلاثى السلالة LA 1964 من النوع البرى.. وهى التى وجدت نامية فى بيرو على ارتفاع ٣٢٥٠ مترًا، والتى تتحمل الصقيع بدرجة عالية. وهدفت هذه المحاولات إلى نقل صفة القدرة على تحمل الصقيع من *S. lycopersicoides* إلى الطماطم (Rick وآخرون ١٩٨٧).

كذلك أمكن الحصول على هجين خصب الذكر — جزئيًّا — من تلقيح بين الطماطم وإحدى سلالات *S. lycopersicoides*، واستخدم هذا الهجين فى إنتاج ٢٨٠ نبات تلقيح رجعى أول إلى الطماطم، كانت ٥٨ منها خصبة بما فيه الكفاية لاستمرار التلقيح الذاتى والرجعى (Chetelat وآخرين ١٩٩٧).

وعلى الرغم من أن التهجين بين الطماطم و *S. lycopersicoides* قد أُجرى بنجاح، إلاّ أن نقل الجينات المرغوب فيها من النوع البرى إلى الطماطم لم يكن ناجحًا بسبب وجود عوائق عدم توافق، وقد تم التعرف على عدة عوائق عدم توافق فى التهجين الأولى والتلقيحات الرجعية التالية له، كانت بترتيب حدوثها كما يلى: تثبيط نمو حبوب اللقاح فى الجزء العلوى من القلم وفى الجزء السفلى من المبيض، وفشل الاقتران التناسلى syngamy، وفشل تكوين الزيجوت، وفشل التوالد البوغى sporogensis. وقد أمكن تذليل تلك العقبات واحدة تلو الأخرى (Gradzial & Robinson ١٩٨٩).

تهجين الطماطم مع أنواع برية أخرى – من الجنس *Solanum* – قريبة منها

تتلقح الطماطم (مع وجود مشاكل كبيرة أمام نجاح التلقيحات والاستفادة منها فى التربية) مع كل من: *S. juglandifolium*، و *S. ochranthum*، و *S. sitiens*. وليمكن الاستفادة من *S. sitiens* فى التربية. تم اللجوء إلى إنتاج نباتات متضاعفة هجينيًّا amphidiploids للهجين بينها وبين الطماطم (عن Kalloo ١٩٩٣).

يتميز النوع *S. sitiens* – الذى ينمو بريًّا فى صحراء Atacama بشيلى – بتحمله لشد الجفاف والملوحة والحرارة المنخفضة، وبمقاومته لعدد من أمراض الطماطم، وبطبيعة نضج مختلفة للثمار عما يحدث فى ثمار الطماطم. هذا.. إلا أن موانع كثيرة تمنع أو تعرقل نجاح نقل جيناته إلى الطماطم، منها عدم قدرة الهجين على البقاء، والعقم، وعدم التوافق. وعلى الرغم من أنه أمكن الحصول على عدد كبير من نباتات الجيل الأول للتهجين *S. sitiens* × *S. lycopersicum*، فإنها كانت جميعها عقيمة الذكر، ولم تقبل حبوب لقاح الطماطم بسبب وجود unilateral incompatibility. وقد استُخدمت حبوب لقاح من نباتات الهجين النوعى *S. pennellii* × *S. lycopersicum* للتغلب على عدم التوافق فى متاع الهجين الثنائى التضاعف *S. sitiens* × *S. lycopesicum*، وحُصل على نسل خصب ومتوافق فى تلقيحات رجعية إلى الطماطم (Chetelat ٢٠١٦).

تهجين الطماطم مع أنواع برية أخرى – من الجنس *Solanum* – بعيدة عنها

أمكن تهجين الطماطم بنجاح مع خمسة أنواع من الـ *Solanum nigrum* complex، هى: *S. americanum*، و *S. burbankii*، و *S. chenopodioides*، و *S. retroflexum*، و *S. scabrum* (وجميعها تنمو فى جنوب أفريقيا)؛ حيث عقدت ٥٠٪ من التلقيحات التى أُجريت ثمارًا، وأنبتت ٢٢٫٥٪ من البذور التى حُصل عليها وأنتجت نسلاً (Jacoby Labuschagne ٢٠٠٦).

الهجن الجسمية بين الطماطم والأنواع الأخرى

تعريف بالهجن الجسمية وأهميتها

يُستعان بالهجن الجسمية somatie hybrids كملجأ أخير للتهجين بين الطماطم والأنواع الأخرى القريبة والبعيدة عن طريق دمج البروتوبلاست. عند دمج بروتوبلاست الطماطم مع أى نوع آخر (من الأنواع الباذنجانية) فإنه تتكون heterokaryons تحتوى على نواتى النوعين وعضياتها الخلوية cell organelles. وبينما تندمج النواتان غالبًا، فإن العضيات غالبًا ما يحدث لها نوع من الفرز باختفاء عضيات أحد النوعين. وقد يؤدى تواجد عضيات خلوية "دنوية" (حاملة للدنا) من النوعين المندمجين إلى حدوث انعزال فيها إن كانت تلك العضيات مختلفة وراثيًّا ولكن متناظرة homologus، ولكن ذلك لا يحدث إلا إذا كان لدى العضيات القدرة على الإندماج؛ بما يسمح بالتفاعل الفيزيائى لجزيئات الدنا. ويُعد ذلك الأمر أكثر حدوثًا بين الميتوكوندويات عنه بين الكلوروبلاستيدات؛ ولذا.. فإنه غالبًا ما تحتوى النباتات التى يتجدد نموها من كالس هجين على كلوروبلاستيدات أحد النوعين، ودنا ميتوكوندريا جديد.

ونظريًّا.. يحتوى الهجين الجسمى على جميع كروموسومات النوعين المندمجين معًا، إلاّ أن ذلك لا يحدث غالبًا؛ حيث يتغير المحتوى الكروموسومى للهجين بسبب الاستبعاد الكروموسومى الذى قد يحدث نتيجة المعاملات التجريبية (مثل الإشعاع)، أو تلقائيًّا، أو قد يحدث تعدد كروموسومى بسبب ظروف البيئات الصناعية. وعندما يكون لأحد النوعين المندمجين ميزة انتخابية أعلى من الآخر (الذى قد يكون أقل قدرة على البقاء)، فإن الهجين الناتج يمكن أن يحتوى على عدد أقل من كروموسومات النوع الأقل قدرة على البقاء عما يكون متوقعًا.

ولأغراض التربية .. فإن الهجن التى تحتوى على الهيئة الكروموسومية الكاملة للأبوين لا تكون — عادة — هى الهدف النهائى المطلوب نظرًا لتضمنها أعدادًا كبيرة من الجينات غير المرغوب فيها من الأب البرى، وهى التى يتعين التخلص منها بالتلقيح

الرجعى، هذا بينما تؤدى حالة التضاعف الرباعى الكروموسومى tetrapolidy للهجين فى الهجن الجسمية مع الطماطم إلى صعوبة تهجينها رجعيًا مع الطماطم الثنائية التضاعف. ويُعد إنتاج الهجن غير المتناظرة asymmetric hybrids إحدى طرق تقصير عملية التلقيح الرجعى. وفى تلك الحالة يتم تقطيع كروموسومات الأب المعطى بالمعاملة بأشعة جاما أو بأشعة إكس. وتُنتَج الهجن غير المتناظرة بالانتخاب لصالح صفات نووية أو عضيية معينة. ونظرًا لأن التعريض للإشعاع قد يؤدى إلى الاستبعاد التام لنواة الأب المعطى، فإن الانتخاب لصالح الصفات التى يُشفَر لها فى العضيات قد يترتب عليه انتخاب cybrids حقيقة لا تحتوى على أى جينات نووية من الأب المعطى (عن Wolters وآخرين ١٩٩٤).

محاولات التهجينات الجسمية

أجريت تهجينات جسمية somatic hybridization بين الطماطم وأنواع أخرى تضمنت ما يلى:

١– أنواع من جنس الطماطم وقريبة نسبيًّا منها، تضمنت ما يلى:

النوع	تجديد النمو من الهجين	خصوبة الهجين	إنتاج النسل من الهجين
S. habrochaites	أمكن	خصب	أمكن
S. peruvianum	أمكن	خصب	أمكن أحيانًا
S. chilense	أمكن	عقيم	لم يمكن غالبًا

٢– أنواع أخرى من الجنس *Solanum* وبعيدة نسبيًّا عن الطماطم، تضمنت ما يلى:

النوع	تجديد النمو من الهجين	خصوبة الهجين	إنتاج النسل من الهجين
S. lycopersicoides	أمكن	خصب أحيانًا	لم يمكن
S. sitiens	أمكن	لا تتوفر معلومات	لا تتوفر معلومات
S. acaule	أمكن	خصب أحيانًا	أمكن أحيانًا

يتبع

النوع	تجديد النمو من الهجين	خصوبة الهجين	إنتاج النسل من الهجين
S. tuberosum	أمكن	عقيم	لم يمكن
S. eutuberosum	أمكن	خصب أحيانًا	أمكن أحيانًا
S. commersonii	أمكن	عقيم	لم يمكن
S. muricatum	أمكن	عقيم	لم يمكن
S. nigrum	أمكن أحيانًا	عقيم	لم يمكن

٣- أنواع باذنجانية أخرى من غير القبيلة التى تنتمى إليها الطماطم (intertribal):

النوع	تجديد النمو من الهجين	خصوبة الهجين	إنتاج النسل من الهجين
Nicotiana plumbaginifolia	أمكن أحيانًا	خصب	أمكن
N. tabacum	أمكن	خصب أحيانًا	لم يمكن

ومن بين تلك الإندماجات النوعية والجنسية التى حُصِلَ فيها على هجن أمكن إكثار نسلها، فإن تلك الهجن كانت إما:

١- غير متناظرة كما فى بعض الهجن الجسمية بين الطماطم وكل من *S. pennellii*، و *S. peruvianum*، و *N. plumbaginifolia*،

٢- متناظرة symmetric كما فى بعض الهجن الجسمية بين الطماطم وكل من *S. habrochaites*، و *S. peruvianum*، و *S. tuberosum*، و *S. eutuberosum*،

٣- عبارة عن mitochondrial hybrids كما فى بعض الهجن الجسمية بين الطماطم وكل من *S. pennellii*، و *S. acaule* (عن Wolters وآخرين ١٩٩٤).

هذا.. ويتميز الهجين الجسمى مع *S. peruvianum* — بأنه من الهجن الجسمية القليلة الخصوبة، بينما الهجين الجنسى المقابل له الثنائى التضاعف فإنه يكون عقيمًا. كذلك فإن الهجين الجسمى بين الطماطم و *S. etuberosum* يكون خصبًا، على الرغم من عدم إمكان إنتاج الهجين الجنسى المقابل له (Waara & Glimelius ١٩٩٥).

التهجين الجسمى مع النوع البرى *S. peruvianum*

أمكن دمج بروتوبلاست الأوراق الفلقية لصنف الطماطم Ponderosa مع بروتوبلاست النسيج الوسطى mesophyll لأوراق *S. peruvianum* باستعمال محلول البوليثيلين جليكول، وزرع ناتج الدمج فى بيئة صناعية، وحُصل من ذلك على أربعة هجن جسمية كانت جميعها خصبة ذاتيًّا. وقد كانت معدلات النمو النسبى لتلك الهجن الجسمية فى ظروف الحرارة المنخفضة أقل مما فى *S. peruvianum*، ولكن أعلى مما فى Ponderosa؛ بما يعنى انتقال صفة تحمل البرودة من *S. peruvianum* إلى الهجن الجسمية. كذلك أظهر نسل تلك الهجن مقاومة لكل من فيرس موزايك الطماطم وفيرس ذبول الطماطم المتبقع (Sakata وآخرون ١٩٩١).

كذلك أمكن الحصول على هجن جسمية — بالاستعانة بالبوليثيلين جليكول فى عملية الدمج fusion — بين بروتوبلاست الأوراق الفلقية للطماطم (صنف Kyoryokutoko) ومزرعة بروتوبلاست معلق خلايا للسلالة PI270435 من *S. peruvianum*. ولقد تكونت الأجنة الجسمية فى بيئة TM-4 مزودة بالـ zeatin riboside بتركيز ٢مجم/لتر. ونمت النباتات بعد نقل الأجنة إلى بيئة MS مزودة بالزياتين بتركيز ١ مجم/لتر والـ IAA بتركيز ٠,١ مجم/لتر. وكانت أعداد الكروموسومات فى ١٢ نباتًا — اختيرت عشوائيًّا ونمت من ١٢ كالوس مخضَر — كما يلى: ٦ نباتات كان فيها ٢ن: ٤ س = ٤٨ كروموسوم، ونبات واحد كان فيه ٢ن = ٦ س = ٧٢ كروموسوم، و ٥ نباتات كان فيها تضاعف غير تام aneuploids (٢ن = ٦٩-٧١) (Chen وآخرون ١٩٩٨).

ولمزيد من التفاصيل عن الهجن الجسمية مع النوع *S. peruvianum* (الصنف النباتى السابق *dentatum*) .. يراجع Ratushnyak وآخرين (١٩٩٤).

التهجين الجسمى مع النوع البرى *S. chilense*

أمكن الحصول على هجن جسمية بين الطماطم، وكل من السلالة PI270435 من *S. peruvianum*، والسلالة PI128652 من *S. chilense*. كانت الهجن وسطًا فى

صفاتها بين الأبوين، وكانت — من حيث عدد الكروموسومات فيها — إما رباعية التضاعف tetraploids، أو سداسية التضاعف hexaploids، أو aneuploids (Chen & Adachi ١٩٩٨).

التهجين الجسمى مع النوع البرى *S. habrochaites*

أُنتجت هجن جسمية بين ثلاث سلالات من طماطم التصنيع والسلالة PI126445 من *S. habrochaites*، وقد تم الدمج بين بروتوبلاستات أوراق النوع البرى وبروتوبلاستات السويقة الجنينية السفلى لسلالات الطماطم، وأمكن الحصول على ١٨ هجينًا. وأظهرت الهجن صفات مورفولوجية وسطية فى كل من شكل الورقة وحجمها، ونوع الشعيرات الغدية وكثافتها، وشكل الثمرة ولونها، وتركيب الزهرة. وقد احتوت غالبية الهجن على ٢ن = ٤٨ كروموسومًا، ومحتوى دنا DNA بالنواة يُقارب مجموع دنا الأبوين. وكان الدنا الميتوكوندريولى من كلا الأبوين، كما كانت بعض الهجن خصبة وأنتجت كثيرًا من الثمار والبذور بعد التلقيح الذاتى لأزهارها (Jourdan وآخرون ١٩٩٣).

التهجين الجسمى مع النوع البرى *S. pennellii*

يحتوى النوع البرى *S. pennellii* على عديد من الصفات التى يمكن نقلها إلى الطماطم، منها: تحمل الجفاف، وتحمل الملوحة، وكفاءة استخدام الماء، ومقاومة الحشرات ومسببات الأمراض.

ونظرًا لأن الهجين مع الطماطم يحمل معه عددًا كبيرًا من جينات النوع البرى، كما أن الهجين نفسه قد يكون عقيمًا (سواء أكان هجينًا جنسيًّا أم جسميًّا)؛ لذا .. يتعين إما اللجوء إلى عدة أجيال من التلقيح الرجعى للتخلص من الجينات غير المرغوب فيها، وإما الحصول على هجين جسمى غير متناظر asymmetric منذ البداية، لا يحتوى إلاّ على جزء صغير من دنا النوع البرى، ويتحقق ذلك الأمر بتعريض بروتوبلاستات النوع البرى — المعطى — لأشعة جاما أو أشعة إكس أو للأشعة فوق البنفسجية (عن Gisbert وآخرين ١٩٩٩).

ولقد أمكن إنتاج هجن جسمية خصبة بين الطماطم، و *S. pennellii* (Bonnema وآخرون ١٩٩١).

ولمزيد من التفاصيل حول إنتاج الهجن الجسمية مع *S. pennellii*.. يُراجع Hanson وآخرين (١٩٨٩).

التهجين الجسمى مع النوع البرى *S. lycopersicoides*

تم دمج بروتوبلاست خلايا النسيج الوسطى لأوراق الطماطم (٢ن = ٢س = ٢٤) مع بروتوبلاست من مزرعة معلق بروتوبلاستات للنوع *S. lycopersicoides* (٢ن = ٢س= ٢٤)، وتم التأكد من نجاح التهجين الجسمى فى الهجن المنتجة بتحليل الأيزوإنزيمات. ومن بين ثمانى هجن أمكن الحصول عليها، تراوحت أعداد الكروموسومات فى سبعة منها بين ٢ن = ٤ س= ٤٨ (العدد المتوقع) إلى ٢ن = ٦٨، وتباين عدد الكروموسومات فى خلايا الجذر فى الهجينين الباقيين، حيث وجدت خلايا بها ٤٨ أو ٥٣ أو ٥٤ أو ٥٥ كروموسومًا (Handley ١٩٨٦).

وأمكن دمج بروتوستات أوراق الطماطم مع بروتوبلاستات مزرعة للنوع البرى *S. lycopersicoides* بعد المعاملة بالـ PEG. يحتوى كلا النوعين على نفس العدد الكروموسومى (٢ن = ٢ س= ٢٤). وقد تباينت أعداد الكروموسومات فى الهجن الجسمية الناتجة بين ٤٦، و ٥٣ كروموسوم، وكان النوع البرى هو مصدر الميتوكوندريات فيها. وعندما نُقل أكثر من ٦٠ نباتًا منها بعد تنشئتها من مزارع البروتوبلازم المندمج فإنها كانت شديدة البطء فى نموها، ولم تزهر على مدى عام كامل (Kulawiec وآخرون ٢٠٠٣).

كذلك أمكن الحصول على ١٥ هجين جسمى بين الهجين الجنسى *S. lycopersicum* × *S. peruvianum* والنوع *S. lycopersicoides*، حصلت ١٠ هجن منها على دنا كلوروبلاستيدات الطماطم وخمسة هجن على دنا كلوروبلاستيدات *S. lycopersicoides*. كانت أعداد الكروموسومات متباينة فى الهجن الجسمية، وكان أكثر من نصفها

aneuploids، ولم تنتج أزهارًا، إلاّ إن بعض الهجن كانت euploids (أساسًا hexaploids) عالية الخصوبة، وأنتجت نسلاً بوفرة (Matsumoto وآخرون ١٩٩٧).

التهجين الجسمى مع النوعان البريان *S. ochranthum*، و *S. sitiens*

أدى التهجين الجسمى بين الطماطم والنوع البرى *S. ochranthum* إلى إنتاج نباتات هجين عقيمة رباعية التضاعف أو سداسية التضاعف أو aneuploids، وحدثت فيها اضطرابات كبيرة أثناء الانقسام الاختزالى أدت إلى فشله. هذا علمًا بأن هذا النوع البرى يمكن أن يكون مصدرًا جيدًّا لمقاومة عديد من الأمراض البكتيرية والفطرية وبعض الحشرات والأكاروسات؛ منها على سبيل المثال الندوة المتأخرة، والعنكبوت الأحمر، وصانعات الأنفاق (Stommel وآخرون ٢٠٠١).

وللتفاصيل المتعلقة بالتهجين الجسمى مع *S. sitiens* .. يراجع Hanson وآخرين (١٩٨٩).

التهجينات الجسمية بين الطماطم والأنواع البعيدة عن الجنس *Solanum*

التهجين مع الباذنجان

أمكن إنتاج هجين جسمى غير متناظر asymmetric بين الطماطم (التى عُوملت بروتوبلاستاتها بأشعة X) والباذنجان *Solanum melongena* (بهدف نقل صفات مرغوب فيها من الطماطم إلى الباذنجان)، وكان الهجين الناتج أقرب مورفولوجيًّا إلى الباذنجان، وأنتج أزهارًا، إلاّ أنه كان عقيمًا (Samoylov & Sink ٢٠٠١).

كذلك أمكن الحصول على أربعة نباتات من هجين جسمى حُصِلَ عليه بدمج بروتوبلاستات خلايا معلقة للهجين النوعى *S. lycopersieum* × *S. pennellii* (الهجين A54) مع بروتوبلاست ميزوفيل الباذنجان *S. melongena*. احتوت النباتات الأربعة على ٤٥، و٦٠، و٤٢، و٥٧ كروموسومًا، وكانت كلها عقيمة (Liu وآخرون ١٩٩٥).

التهجين مع البطاطس والأنواع القريبة منها

إن الهجين الجسمى بين الطماطم والبطاطس يكون سداسى التضاعف وفيه هيئتين كروموسوميتين من الطماطم وأربع هيئات من البطاطس. وقد أمكن إنتاج نباتات خصبة — وإن كانت بمعدل منخفض — عند زراعة الأجنة الناتجة من تهجين هذا الهجين الجنسى السداسى التضاعف — مع البطاطس الرباعية التضاعف — فى بيئة صناعية (Wolters وآخرون ١٩٩٤).

ولقد عُوملت بروتوبلاستات الطماطم بالـ iodoacetamide لتثبيط عمل الميتوكوندريات، كما عُوملت بروتوبلاستات كل من *S. acaule*، والبطاطس بأى من أشعة جاما أو أشعة إكس لتثبيط أنويتها. وأعقب ذلك معاملة البروتوبلاستات المحورة بالكالسيوم Ca^{2+} والبوليثيلين جليكول لأجل دمج البروتوبلاستات المختلفة معًا. وقد حُصل ضمن الهجن الجسمية على بعض نباتات الطماطم التى لم تكن تختلف عن الأصناف الأصلية فيما يتعلق بالشكل المورفولوجى، والفسيولوجى، وعدد الكروموسومات (٢ن = ٢٤)، ولكنها أظهرت درجات متباينة من العقم الذكرى السيتوبلازمى، كانت من مظاهرة اختفاء المتوك أو تشوهها، وانكماش وتضاؤل حبوب اللقاح، مع عدم قدرة حبوب اللقاح على الإنبات. وقد انتقلت تلك الصفة إلى النسل سيتوبلازميًّا لعدة أجيال (عن Melchers وآخرين ١٩٩٢).

وفى محاولة لنقل صفات المقاومة للفيروسات وتحمل الصقيع إلى الطماطم من بعض أنواع الجنس *Solanum* غير المكونة للدرنات .. أمكن إنتاج الهجين الجسمى بين بروتوبلاست الطماطم وبروتوبلاست الهجين الجنسى *S. etuberosum* × *S. brevidens*، حيث حُصِلَ على نباتات هجين تفاوتت فى مدى خصوبة حبوب لقاحها (Gavrilenko ٢٠٠١).

التهجين مع البيبينو *S. muricatum*

أمكن إنتاج هجن جسمية بين الطماطم والبيبينو *S. muricatum* (Sakamoto & Taguchi ١٩٩١).



الفصل الرابع

جمع الجيرمبلازم البرى وإكثاره وحفظه

جمع جيرمبلازم الأنواع البرية

يُراعى عند جمع بذور الأنواع البرية للطماطم من الجنس *Solanum* من موطنها الأصلى أن كمية البذور التى يلزم جمعها لتمثيل السلالة الواحدة تتوقف على طريقة التلقيح السائدة. فبينما يكفى جمع عدد محدود من نباتات كل سلالة من الأنواع الذاتية التلقيح لتمثيلها جيدًا.. فإنه يلزم خلط كميات متساوية من بذور عدد كبير من نباتات الأنواع الخلطية التلقيح لتمثيل كل سلالة منها؛ لأنها لا تكون متجانسة وراثيًّا.

ونجد — تحت الظروف الطبيعية — أن البذور الناتجة من التلقيح الخلطى الطبيعى لأية سلالة تكون صادقة التربية إن لم يوجد قريبًا منها — ولمسافة ٢٠٠ م — نباتات لأية سلالة أخرى من نفس النوع. تحصد الثمار بعد اكتمال نضجها، ويعرف ذلك باكتسابها لونًا أحمر فى الطماطم العادية والكريزية، والنوع *S. pimpinellifolium* ولونًا أصفر أو برتقاليًا فى النوعين *L. cheesmaniae*، و *S. galapagense*. أما بقية الأنواع البرية.. فإنها تظل خضراء اللون، ولكنها تصبح معرجة بخطوط أرجوانية اللون، وتفقد صلابتها عند النضج. ويمكن — عند الضرورة — جمع الثمار قبل تمام نضجها، ثم تركها لتنضج أثناء رحلة العودة. كما يمكن رش هذه الثمار بالإثيفون بتركيز ٢٥٠–٥٠٠ جزء فى المليون؛ لإسراع نضجها. ويجب — فى جميع الحالات — عدم قطف الثمار قبل اكتمال نضجها الطبيعى بأكثر من ١٠–١٤ يومًا.

وأفضل وسيلة لاستخلاص البذور — خلال رحلة جمع الجيرمبلازم — هى نشر محتويات الثمرة على ورق ترشيح، ثم تركها لتجف؛ حيث تبقى البذور عالقة بالورقة. ويمكن كتابة البيانات اللازمة على ورقة الترشيح مباشرة (Rick ١٩٧٤ب).

إكثار الأنواع البرية

متطلبات إكثار الأنواع البرية

لا تتطلب سلالات الأنواع الذاتية التلقيح مسافة عزل خاصة عند إنتاج بذورها؛ حيث تكفى مسافة ٣-٥ م، وهى التى تلزم لمنع الخلط الميكانيكى بينها. أما الأنواع الخلطية التلقيح.. فإن سلالاتها تكثر بزراعة عدد كاف من نباتات كل سلالة منها، معزولة عن نباتات السلالات الأخرى من نفس النوع، حتى تتلقح طبيعيًّا بواسطة الحشرات، مع ضمان عدم حدوث تلقيح خلطى بين السلالات، وتلزم لذلك مسافة ٢٠٠ م – أو أكثر – بين السلالات، حسب درجة النشاط الحشرى. ويجب أن تكون كل سلالة ممثلة بعدد كاف من النباتات للمحافظة على الاختلافات الوراثية التى توجد فيها. ويمكن زراعة الأنواع البرية المختلفة متجاورة؛ لأنها لا تتلقح فيما بينها (Rick ١٩٧٧).

وتُحدد طريقة التلقيح السائد عدد النباتات التى تجب زراعتها لإكثار السلالات. فلا تجوز – مثلاً – زراعة مساحة كبيرة من سلالات الأنواع الذاتية التلقيح؛ حيث تكفى نباتات قليلة لتمثيل السلالة؛ بينما يؤدى خفض أعداد النباتات – التى تزرع لإكثار السلالات الخلطية التلقيح – إلى فقد جزء كبير من التباين الوراثى الذى يتوفر فى هذه السلالات. والأفضل هو تحديد أعداد النباتات على أساس نسبة التلقيح الخلطى السائدة؛ حيث تزيد بزيادتها.

ويتراوح المدى المناسب لعدد النباتات اللازم لإكثار السلالة الواحدة من خمسة فى حالة التلقيح الذاتى التام إلى ٥٠ نباتًا – كحد أدنى – فى حالة السلالات العديمة التوافق ذاتيًا، مع زيادة العدد على هذا الحد إذا توفرت إمكانات ذلك. وتلقح هذه السلالات – يدويًّا – بجمع أكبر كمية ممكنة من حبوب اللقاح من جميع النباتات بواسطة آلة يدوية صغيرة تعمل بالبطارية. تجرى هذه الخطوة عندما تكون النباتات فى أوج إزهارها. يلى ذلك خلط حبوب لقاح نباتات كل سلالة بشكل جيد، ثم استعمالها

فى تلقيح جميع نباتات نفس السلالة. ويفضل — دائمًا — إنتاج كميات كبيرة من بذور هذه السلالات الخلطية التلقيح؛ لتمثيل أكبر قدر من الاختلافات الوراثية المتوفرة بها.

ومن أهم متطلبات إكثار سلالات أنواع الطماطم البرية، ما يلى (عنTGRC ٢٠٠٧):

١- *S. cheesmaniae*، و *S. galapagense*:

قصير النهار — يُزرع فى أواخر نوفمبر — متوافق ذاتيًّا ويتلقح ذاتيًّا — يلزم ١٠ نباتات/جيل إكثار.

٢- *S. habrochaites*:

قصير النهار — يُزرع فى الأسبوع الثانى من يولية — عديم التوافق ذاتيًّا ويتلقح خلطيًّا — يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

٣- *S. chmielewskii*:

محايد لطول الفترة الضوئية — يُزرع فى الأسبوع الثانى من مايو — متوافق ذاتيًّا اختياريًّا — يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

٤- الطرز الكريزية (cerasiforme) من *S. lycopersicum*:

مُحايدة للفترة الضوئية — تُزرع فى الأسبوع الثانى من أبريل — متوافقة ذاتيًّا وتتلقح ذاتيًّا — يلزم ٦ نباتات لكل جيل إكثار.

٥- طراز glabratum من *S. habrochaites*:

قصير النهار — يُزرع فى أواخر يولية — متوافق ذاتيًّا اختياريًّا ويتلقح ذاتيًّا — يلزم ١٥ نباتًا لكل جيل إكثار.

٦- طراز typicum من *S. habrochaites*:

قصير النهار — يُزرع فى أواخر يولية — عديم التوافق ذاتيًّا أو عديم التوافق اختياريًّا — يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

٧- *S. neorickii* (سابقًا: *L. parviflorum*):

مُحايد للفترة الضوئية – يُزرع فى الأسبوع الثانى من مايو – متوافق ذاتيًّا ويتلقح ذاتيًّا – يلزم ١٥ نباتًا لكل جيل إكثار.

٨- *S. pennellii*:

مُحايد للفترة الضوئية – يُزرع فى الأسبوع الأول من يونية – عديم التوافق ذاتيًّا أو عدم التوافق اختياريًّا – يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

٩- *S. peruvianum*، و *S. arcanum*، و *S. huaylasense*، و *S. corneliomuelleri*:

مُحايدة للفترة الضوئية غالبًا – تُزرع فى أواخر يونية – عديمة التوافق ذاتيًّا أو عديمة التوافق اختياريًّا – تُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

١٠- *S. pimpinellifolium*:

أ- العشائر التى تتلقح ذاتيًّا:

مُحايدة للفترة الضوئية – تُزرع فى الأسبوع الثانى من أبريل – متوافقة ذاتيًّا وتتلقح ذاتيًّا – يلزم ٦ نباتات لكل جيل إكثار.

ب- العشائر الخلطية التلقيح:

قصيرة النهار غالبًا – تُزرع فى الأسبوع الثانى من فبراير – متوافقة ذاتيًّا اختياريًّا – تُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

١١- *S. juglandifolium*:

قصير النهار – يُزرع فى الأسبوع الثانى من أغسطس – عديم التوافق ذاتيًّا ويتلقح خلطيًّا – يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

١٢- *S. lycopersicoides*:

قصير النهار – يُزرع فى الأسبوع الثانى من أغسطس – عديم التوافق ذاتيًّا ويتلقح خلطيًّا – يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

١٣- *S. ochranthum*

قصر النهار- يُزرع فى الأسبوع الثانى من أغسطس – عديم التوافق ذاتيًّا ويتلقح خلطيًّا – يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

١٤- *S. sitiens*

قصير النهار وشبه مُحايد للفترة الضوئية – يُزرع فى الأسبوع الثانى من أغسطس ويتلقح خلطيًّا – يُكثر بتلقيح إجمالى بين ٥٠ نباتًا لكل سلالة.

التطعيم على أصول مناسبة كوسيلة للتغلب على مشاكل التكاثر الجنسى فى بعض الأنواع

يصعب إزهار – ومن ثم الإكثار الجنسى – لبعض الأنواع البرية القريبة من الطماطم، مثل *S. juglandifolium*، كما يصعب تداول أنواع تستطيل سيقانها بشدة، مثل *S. ochranthum*، وأنواع تعد جذورها شديدة الحساسية للإصابة بالأعفان مثل *S. sitiens*، إلاّ أنه أمكن تذليل تلك المشاكل بتطعيم تلك الأنواع على أصل من الطماطم. ومع ذلك فإن مشكلة أخرى ظهرت، وهى موت أصل الطماطم بفعل إصابته ببعض أعفان الجذور قبل انقضاء فترة السنتين اللازمتين لإكثار تلك الأنواع، وحُلّت تلك المشكلة باستخدام أصل عبارة عن هجين نوعى بين الطماطم والسلالة LA716 من *S. pennellii* (Chetelat & Peterson ٢٠٠٣).

تميز هذا الهجين النوعى (V36 × *S. pennellii* LA716) – كأصل فى التطعيم – بقوة نموه وحياديته للفترة الضوئية، ومقاومته لكل سلالات الذبول الفيوزارى وعديد من أمراض التربة الأخرى؛ بما يمكنه من البقاء فى التربة لفترة طويلة دون أن يتدهور. ويمكن المحافظة على هذا الهجين وإكثاره على الدوام فى الأصص بالعقل الساقية.

أفاد هذا الأصل مع أنواع الطماطم البرية التالية:

١- *S. juglandifolium* الذى لا تُزهر بعض سلالاته حتى فى ظروف النهار القصير.

٢- *S. ochranthum* الذى يُزهر – عادة – بسهولة أكثر من سابقه، ولكن بعد أن تكون النباتات قد استطالت بشدة إلى درجة يصعب معها تداوله.

٣- *S. sitiens* الذى يُعد شديد الحساسية لأمراض التربة؛ مما يعرض النباتات للموت قبل الحصول على بذور منها.

ويؤدى تطعيم تلك الأنواع على أصل من هذا الهجين (VF36 × *S. pennelli* LA716) إلى التغلب على كل مشاكل إكثارها (Chetelat & Peterson ٢٠٠٧).

استنبات البذور

توجد عشرة أنواع من الجنس *Solanum* تحتاج بذورها إلى معاملات خاصة لكى تنبت، وهى: *S. cheesmaniae*، و *S. chilense*، و *S. galapagense*، *S. habrochaites*، و *S. peruvianum*، و *S. lycopersicoides*، و *S. juglandifolium*، و *S. arcanum*، و *S. huaylasense*، و *S. corneliomuelleri*. هذا.. إلا أن هذه الأنواع ليست متجانسة فى هذه الخاصية؛ فبينما تحتاج بذور جميع سلالات النوعين *S. cheesmaniae*، و *S. galapagense* إلى هذه المعاملات لكى تنبت.. نجد أن بذور بعض السلالات من الأنواع الأخرى تنبت دونما حاجة إلى هذه المعاملات. كما أن نسبة بسيطة من بذور السلالات – التى تحتاج إلى هذه المعاملات – قد تنبت كذلك دونما حاجة إلى تعريضها لهذه المعاملات.

ومن المحاولات الأولى التى بذلها العلماء تلك التى أجريت لاستنبات بذور النوعين *S. galapagense*، و *S. cheesmaniae*. فقد وجد أن معاملة البذور – بالحرارة المنخفضة، أو المرتفعة، أو بحامض الكبريتيك، أو الجبريلليك – لم تكن مؤثرة فى الإنبات. ثم تبين أن العامل المسبب لسكون البذور يكمن فى الغلاف البذرى، وأن إزالة هذا الغلاف كان ضروريًا للإنبات. وقد أمكن إزالة الغلاف البذرى بمشرط حاد، إلا أن تطبيق ذلك لم يكن عمليًا؛ لدقة العملية، واحتياجها إلى وقت كثير. كذلك وجد أن مرور

البذور خلال الجهاز الهضمى لسلاحف جزيرة جلاباجوس — التى ينتشر فيها هذا النوع — كان أكثر فاعلية فى التخلص من حالة السكون، إلا أن هذه العملية كانت شاقة، ومقززة. وباستمرار المحاولات.. وجد أن أفضل المعاملات كانت بنقع البذور فى محلول هيبوكلوريت الصوديوم Sodium hypochlirite (NaOCl) بتركيز ٢,٧٪ (وهو نصف تركيز التحضير التجارى "كلوراكس" المستخدم للأغراض المنزلية) لمدة ٣٠ دقيقة، ثم شطف البذور جيدًا فى الماء وزراعتها مباشرة، أو تجفيفها وزراعتها بعد ذلك بأيام قليلة عند الرغبة فى ذلك. وقد يتطلب الأمر — أحيانًا — معاملة بذور النوع *L. cheessmaniae* بهذه الطريقة — أسبوعيًّا — إلى أن يتم الإنبات؛ وقد يستغرق ذلك مدة شهرين. ونظرًا لاستحالة إجراء المعاملة بعد زراعة البذور فى التربة.. فإنه يلزم — بعد كل معاملة أسبوعية بهيبوكلوريت الصوديوم — حفظ البذور على ورق ترشيح مبلل فى أطباق بترى على حرارة ٢٥ °م نهارًا، و١٨ °م ليلاً، إلى أن يبدأ الجذير فى الظهور؛ حيث تنقل البذور — بعد ذلك مباشرة — إلى التربة (Rick & Borgnino ١٩٨٠).

وقد وجد Rush & Epistein (١٩٧٦) أنه يمكن الحصول على إنبات جيد لبذور النوع *L. cheesmaniae*؛ بنقعها لمدة ٧٠ دقيقة فى محلول هيبوكلوريت الصوديوم بتركيز ١,٣٪؛ لإذابة الغلاف الخارجى للبذور، ثم غسل البذور فى الماء لمدة ٣٠ دقيقة، ثم فى محلول ٥ مللى مول من كبريتات الكالسيوم لمدة ٣٠ دقيقة أخرى؛ لإزالة بقايا هيبوكلوريت الصوديوم، ثم زراعتها بعد ذلك.

تخزين الجيرمبلازم

تخزين البذور

يمكن تخزين جيرمبلازم الطماطم على −٢٠ °م لفترات طويلة جدًّا (تقدر بالعقود) دون أية تأثير على حيويتها، إلاّ أنها — فى النهاية — لابد وأن تفقد حيويتها بسبب التغيرات الحيوية التى تحدث بالبذور، ولو ببطء شديد فى تلك الدرجة، والأخطر من ذلك ظهور الطفرات التى تغير من الخصائص الوراثية للجيرمبلازم المخزن.

ولتجنب الآثار السلبية للتخزين على حرارة –٢٠°م يمكن تخزين الجيرمبلازم فى النيتروجين السائل على – ١٩٦°م دونما أى حاجة إلى معاملات سابقة لذلك، شريطة أن تتراوح رطوبة البذور عند تخزينها بين ٦٪، و ١٨٪، علمًا بأن تلك المعاملة تحفظ للبذور حيويتها – نظريًّا – إلى مالا نهاية (Grout & Crisp ١٩٩٥).

وقد وُجد أن تغليف بذور الطماطم بغشاء hydrophilic polymer جعلها تحتفظ بجودتها لفترة طويلة دون أن تتأثر برطوبة الهواء المحيط بها فى الجو العادى؛ فلا هى اكتسبت مزيد من الرطوبة، ولا فقدت رطوبة لكى تتوازن مع رطوبة الهواء المحيط بها، كما لو كانت معبأة فى عبوات غير منفذة للرطوبة. هذا.. إلا أن تلك البذور كانت أسرع فى امتصاص الرطوبة الحرة – وبصورة متحكم فيها – عند استنباتها؛ ومن ثم كانت أسرع إنباتًا. وبذا.. فإنه يمكن الاعتماد على تلك الطريقة فى حفظ الجيرمبلازم بأمان لفترات طويلة (Jacob وآخرون ٢٠١٦).

تخزين حبوب اللقاح

أمكن تحزين حبوب لقاح الطماطم على حرارة –٨٠°م لمدة ٥ أسابيع، ثم استعمالها بنجاح تام فى التلقيحات دون أى فرق معنوى بين تلك الحبوب وحبوب أخرى طازجة. كما كانت خصوبة حبوب اللقاح جيدة سواء أبُرِّدت أولا على ٤°م قبل تعريضها للتجميد العميق، أم لم تبرد، وسواء أُخرِجت من التجميد العميق إلى حرارة ٢٢–٢٤°م لست دورات متعاقبة، أم لم تخضع لتلك المعاملة (Sacks & Clair ١٩٩٦).

كما أمكن – كذلك – تخزين حبوب لقاح الطماطم فى النيتروجين السائل على – ١٩٦°م ، ثم إعادة استعمالها فى التلقيحات – بنجاح – بعد ١٥ يومًا من التخزين، وأدى تجميد حبوب اللقاح أولاً على –٢٥°م قبل وضعها فى النيتروجين السائل إلى زيادة حيويتها عما لو وضعت فى النيتروجين السائل مباشرة، كما لم تؤثر أربع دورات من التفكيك بعد التجميد على حيوية حبوب اللقاح (Zhao وآخرون ١٩٩٣).

ولقد بين Grout & Crisp (١٩٩٥) أهمية تخزين حبوب لقاح الطماطم على كل من -٢٠°م، و -١٩٦°م بالنسبة لحفظ جيرمبلازم الطماطم.

بنوك جيرمبلازم الطماطم وأنواعها البرية

على مستوى العالم

يُحتفظ بجيرمبلازم الطماطم (الأنواع البرية) فى عدد من بنوك الجيرمبلازم حول العالم، والتى من أبرزها ما يلى:

١- International Board for Plant Genetic Resources (اختصارًا: IBPGR) التابع لمنظمة الأغذية والزراعة التابعة للأمم المتحدة فى روما.

٢- AVRDC فى تايوان بالصين.

٣- USDA بالولايات المتحدة.

٤- VIR فى روسيا، وهو يحتفظ بأكثر من ٦٠٠٠ عينة منها ما لا يقل عن ٤٠٠ عينة من الأنواع البرية.

٥- IVT فى هولندا.

٦- DHUNA فى بيرو.

٧- NIAS فى اليابان.

٨- Tomato Genetics Stock Center (اختصارًا: TGSC) فى ديفز بكاليفورنيا، وهو يحافظ على أكثر من ٢٦٠٠ سلالة من الطماطم ومختلف الأنواع البرية القريبة منها، وسلالات وراثية (تحتوى على واسمات جينية، و trisomics، وانتقالات كروموسومية، ورباعية التضاعف ذاتيًا)، وسلالات من أمريكا اللاتينية وأصناف طماطم حديثة وأخرى كلاسيكية (عن Kalloo ١٩٩٣).

ويوجد الجزء الأكبر من مجموعة الجيرمبلازم الدولية للطماطم فى معهد بحوث وتطوير بحوث الخضر الآسيوى Asian Vegetable Research and Development

Center (اختصارًا: AVRDC)، وهو الذى يُشار إليه – حاليًا – باسم مركز الخضر الدولى World Vegetable Center فى تايوان.

وتوجد مجموعات جوهرية أخرى فى كل من هولندا وألمانيا وفرنسا وروسيا. وعلى مستوى العالم يتوفر أكثر من ٧٥٠٠٠ أصل وراثى يتبع قِسم أو شعبة *Lycopersicon* من الجنس *Solanum* (الذى يشمل الطماطم وأنواعها البرية)، ويتم إكثارها والمحافظة عليها فى أكثر من ١٢٠ دولة فى عدد من المعاهد الوطنية (Labate وآخرون ٢٠٠٧).

هذا.. إلا أن سلالات الأنواع البرية تتوفر – أساسًا – فى البنوك التالية (Labate وآخرون ٢٠٠٧):

البنك	عدد السلالات البرية	الموقع الإليكترونى للبنك
TGRC	أكثر من ١٠٠٠ من ١٣ نوع	http://tgrc.ucdavis.edu
USDA-PGRU	٤٥٨ حوالى ٧١٪ منها من *S. peruvianum*، *S. pimpiellifolium*	http://www.ars.usda.gov
AVRDC	٦٥٩ حوالى ٧١٪ منها من *S. peruvianum*، *S. pimpinellifolium*	http://www.avrdc.org

فى الولايات المتحدة

يُحافظ على جيرمبلازم الطماطم فى الولايات المتحدة فى بنكين رئيسيين للجينات، هما:

- الـ C. M. Rick Tomato Genetics Resources Center (اختصارًا: TGRC) فى جامعة كاليفورنيا بديفز،
- وفى وزارة الزراعة الأمريكية The United States Department of Agriculture, Agriculture Research Service (USDA-ARS), Plant Genetic Resources Unit (PGRU) فى جينيفا Geneva بولاية نيويورك.

يضم الـ TGRC — أساسًا — أنواعًا برية، وطفرات، وسلالات تربية، ونوعيات أخرى من الأصول الوراثية، بينما يضم بنك وزارة الزراعية الأمريكية أصنافًا مفتوحة التلقيح وبعض الأنواع البرية.

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه.. فإن الـ Seed Savers Exchange فى Decorah بولاية أيوا الأمريكية يُحافظ على مجموعة كبيرة من الأصناف المتوارثة heirloom والعتيقة أو الأثرية antique من خلال شبكة المزارعين المتعاونين معه.

جيرمبلازم وزارة الزراعة الأمريكية

يحتفظ بنك جينات وزارة الزراعة الأمريكية فى جينيفا بحوالى ٥٧٩٧ أصل وراثى موزعة كالتالى:

النوع أو التوزيع	العدد
S, pimpinellifolium	٢٣٠
S. cheesmaniae	٧
S. galapagense	٥
S. chilense	١
S. chmielewskii	١
S. habrochaites	٦٠
S. neorickii	٦
S. pennellii	١٠
S. peruvianum	١٢٤
S. corneliomulleri	١٢
S. acranum	٢
أصناف وسلالات محلية من الطماطم	٤٩١٤
سلالات طماطم شيرى برية	٢٦٧
هجن *S. lycopersicum*	١٥٨

جيرمبلازم مركز C. M. Rick TGRC فى ديفز - كاليفورنيا

أعطى Chetelat (٢٠١٣) قائمة بـ ١١٦٠ من سلالات الطماطم البرية التى يُحتفظ بها فى جامعة كاليفورنيا فى ديفز، تضمنت ما يلى:

النوع البرى (والاسم العلمى السابق)	العدد
S. arcanum (*L. peruvianum* & *L. peruvianum* var. *humifusum*)	٤٥
S. cheesmaniae (*L. cheesmanii*)	٤٠
S. chilense (*L. chilense*)	١١٨
S. chmielewskii (*L. chmielewskii*)	١٦
S. corneliomulleri (*L. peruvianum* f. *glandulosum*)	٥٢
S. galapagense (*L. cheesmanii* f. *minor*)	٢٨
S. habrochaites (*L. hirsutum* or *L. hirsutum* f. *glabratum*)	١١٥
S. huaylasense (*L. peruvianum*)	١٦
S. juglandifolium	٦
S. lycopersicoides	٢٣
S. lycopersicum (*L. esculentum* var. *cerasiforme*)	٢٥٦
S. neorickii (*L. parviflorum*)	٤٧
S. ochranthum (*L. orchanthum*)	٧
S. pennellii (*L. pennellii* or *L. pennellii* var. *puberulum*)	٤٥
S. peruvianum (*L. peruvianum*)	٧٠
S. pimpinellifolium (*L. pimpinellifolium*)	٢٦٣
S. sitiens (*L. rickii*)	١٣

كما عرض Chetalat (٢٠١٢) لقائمة تضمنت الأصول الوراثية التالية التى يُحتفظ بها فى الـ C. M. Rick Tomato Ginetics Resource Center بقسم علوم النبات بجامعة كاليفورنيا فى ديفز:

الفئة	العدد
أصناف حديثة وقديمة	٢٠٩
أصناف من أمريكا اللاتينية	٢٥٢
سلالات فيها دنا من *S. pennellii*	٨٤
سلالات فيها دنا من *S. habrochaites*	٩٣
سلالات فيها دنا من *S. lycopersicoides*	١٠١
سلالات ناتج تلقيح رجعى لتلقيح مع *S. pimpinellifolium*	٩٠
سلالات فيها استبدال كروموسومى من *S. pennellii*	٧
سلالات monosomics	١٠
سلالات ناتج برامج تربية استخدمت فيها أنواع برية	٢٤
هجن نوعية مع النوعين *S. lycopersicoides*، و *S. pennellii*	٢
سلالات تتحمل بعض ظروف الشد البيئى	> ٦٠
انتقالات كروموسومية	٣٧
سلالات trisomics	٣٤
سلالات متضاعفة رباعية ذاتيًّا	١٨
تباينات سيتوبلازمية	٣
أصول واسمات كروموسومية	١٨١
أصول لتقييم المجموعات الارتباطية	١٦
أصول توافيق متنوعة من الواسمات	٢٩٩
أصول طفرات	١٠٥

وتبعًا لأحدث التقارير (Chetelat ٢٠١٥)، فإن مركز ثروة الطماطم الوراثية C. M. Rick Tomato Genetics Resource Center يحتفظ بحوالى ١٦٩٠ أصل وراثى موزعة على ١٧ طرازًا.



الفصل الخامس

الأنواع البرية كمصادر للصفات الهامة

تقييم جيرمبلازم الطماطم والأنواع القريبة للصفات الاقتصادية الهامة

اقترح Esquinas-Alcaazar (١٩٨١) قائمة طويلة، تشمل كافة الصفات المورفولوجية والفسيولوجية التى تجب العناية بدراستها وتقييمها فى جيرمبلازم الطماطم والأنواع البرية القريبة منه، وهى التى يوصى بمراجعتها عند إجراء دراسات على هذا الموضوع. ونعرض فى هذا المقام لبعض الأمور التى تجب العناية بها؛ للاستدلال على أهمية الأنواع البرية كمصادر للصفات الاقتصادية الهامة، وهى كما يلى:

١- فحص السلالة بعناية ؛ للتعرف على الصفات المورفولوجية التى لا تتوفر فى الطماطم، والتى قد يكون لها أهمية اقتصادية.

٢- تقييم السلالات من واقع دراسة نموها فى البيئة التى وجدت فيها، وهو ما يعرف باسم autoecology، ومن أمثلة ذلك ما يلى:

أ- اكتشفت المقاومة للملوحة فى بعض سلالات النوع *S. galapagense*، وكانت هذه السلالات قد وجدت نامية على بعد أمتار قليلة من ماء المحيط فى جزر جالاباجوس؛ حيث كانت معرضة لرذاذ الأمواج بصفة دائمة.

ب- اكتشفت المقاومة للجفاف فى سلالات النوع *S. pennellii* التى وجدت نامية فى مناطق شديدة الجفاف.

ج- اكتشف المحتوى المرتفع للمواد الصلبة الذائبة الكلية فى ثمار النوع *S. chmielewskii* وقد تبين — لدى ملاحظة نباتات هذا النوع فى بيئتها الطبيعية — أن نموها الخضرى والزهرى والثمرى كان جيدًا، إلاّ أنها لم تكن تحمل ثمارًا ناضجة، وقد أدى ذلك إلى الاعتقاد بأن نسبة السكر فى هذه الثمار مرتفعة؛ مما يجعلها محببة لدى

الطيور التى تلتقطها — أولاً بأول — وهو ما تأكد بالملاحظة، وبعد قياس نسبة المواد الصلبة الذائبة الكلية بالرافراكتومتر (Rick ١٩٨٠).

٣- تقييم السلالات البرية كمصدر للصفات الوراثية الهامة التى تظهر فى الانعزالات الناتجة بعد تلقيح هذه السلالات مع الطماطم، وليس قبل ذلك. ومن أمثلة ذلك ما يلى:

أ- حدوث تفاعل جينى Genic interaction يؤدى إلى ظهور صفات معينة لم تكن ظاهرة أصلاً فى الأنواع البرية. ومن ذلك الجين B المتحصل عليه من *S. habrochaites* والذى يتفاعل مع الطماطم لإعطاء محتوى عالٍ من البيتاكاروتين، حيث تكون بعض السلالات المنعزلة من التهجين ذات ثمار صفراء. ومن الجينات الجديدة الأخرى التى ظهرت بعد التهجين مع الأنواع البرية: جين مكثف صبغة الثمار pigment intensifier (الذى أُعطى الرمز Ip)، والذى حُصِلَ عليه من *S. chemielewskii*، وجين العقم الذكرى الذى حُصِلَ عليه من *S. neorickii*، والتباينات غير الطبيعية لكأس الزهرة من *S. chmielewskii* (Kalloo ١٩٩٣).

ب- حدوث تفاعل بلازمى plasmic interaction يظهر عندما تصبح كروموسومات الطماطم فى سيتوبلازم النوع البرى، وهو ما يحدث عند استخدام النوع البرى كأم فى التلقيحات.

ج- ظهور اختلافات وراثية متأخرة latent variations فى الأجيال التالية للهجن النوعية مع الطماطم، بسبب ظاهرة عدم التوافق الذاتى التى تنتشر فى بعض الأنواع، وتمنع حدوث التلقيح الذاتى فيها؛ مما يمنع ظهور الطفرات المتنحية بها؛ لعدم وجودها بحالة أصيلة. إلاّ أن ظاهرة عدم التوافق تختفى بعد أجيال قليلة من التهجين النوعى؛ مما يسمح بظهور هذه الطفرات. ومن أمثلة ذلك. صفات العقم الذكرى التى ظهرت فى نسل الهجن النوعية بين الطماطم، وكل من النوعين *S. chilense*، و *S. peruvianum*.

د- قد تزداد نسبة الطفرات بعد إجراء الهجين النوعى، وهى ظاهرة قد يمكن الاستفادة منها (Rick ١٩٨٠).

٤- قد تحدث تفاعلات غير مرغوب فيها عند نقل الجين المرغوب من النوع البرى إلى الطماطم. ومن أبرز الأمثلة على ذلك التغيرات غير الطبيعية التى ظهرت فى كأس زهرة الطماطم بعد ما نقل إليها الجين J-2 (المسئول عن صفة عنق الثمرة الخالى من العقدة) من *S. cheesmaniae* (Rick ١٩٨٢).

هذا.. ولطبيعة التلقيح السائدة أهمية كبيرة عند تقييم السلالات للصفات الاقتصادية التى يهتم بها المربى؛ حيث يكون من الضرورى زراعة عدد كبير من نباتات السلالات الخلطية التلقيح؛ لمحاولة العثور على التركيب الوراثى المرغوب فيه من بين الاختلافات الوراثية المتوفرة بها.

مصادر برية لبعض الصفات الاقتصادية

مصادر تحمل شدِّ البرودة والصقيع

توجد صفة المقاومة للبرودة الشديدة والصقيع، والقدرة على العقد فى درجات الحرارة المنخفضة فى بعض سلالات النوع *S. habrochaites*، التى وجدت نامية على ارتفاعات كبيرة فى جبال بيرو؛ وكذلك فى النوع *S. lycopersicoides*، الذى تستطيع بعض سلالاته النمو والعقد فى درجات حرارة شديدة الانخفاض (Rick ١٩٧٢).

يتوزع النوع *S. habrochaites* — جغرافيًّا — من جنوب الإكوادور إلى منتصف بيرو (من خط الاستواء إلى خط عرض ١٣,٥ ْجنوبًا) على ارتفاعات ٥٠٠ إلى ٣٣٠٠ م من سطح البحر؛ وبذا.. فهو يحتل أعلى موقع من سطح البحر عن أى نوع آخر من الطماطم. تتميز نباتات الطراز الممثل لهذا النوع بكثافة الشعيرات بالسيقان والأوراق والثمار.

تتميز السلالات التى جمعت من ارتفاعات شاهقة — مقارنة بالطماطم المزروعة — بخصائص عديدة لتحمل البرودة، تمثلت فى: إنبات البذور، والقدرة على البقاء فى الصفر المئوى، وبكل من تمثيل الكلوروفيل ومعدل تدفق (دوران) البروتوبلازم، وامتصاص الأنسجة الورقية للأحماض الأمينية فى ظروف شدِّ البرودة، وإنبات حبوب اللقاح، وقلة التسرب الأيونى، والنمو الخضرى الجيد وتراكم الكتلة البيولوجية فى ظروف شدِّ البرودة، وتراكم

الأحماض الدهنية بالكلوروبلاستيدات، وضعف وتثبيط معدل استطالة الجذور والأوراق، وامتصاص الأمونيوم بعد التعرض لشدِّ البرودة، ومعدل البناء الضوئى العالى، وسرعة استعادة النمو بعد التعرض لشدِّ البرودة. ومقارنة بالطماطم.. فإن أوراق *S. habrochaites* التى تتكون فى ظروف حرارة منخفضة وإضاءة قوية تتميز بقدرة عالية على البناء الضوئى.

أما النوع *S. chilense* فإنه يتوزع فى صحارى قاحلة وباردة من جنوب بيرو إلى شمال شيلى (خط عرض ١٦–٣٣° جنوبًا)، وعلى ارتفاعات تتراوح من سطح البحر حتى ٣٠٠٠ م. تتوفر صفة تحمل البرودة فى السلالات التى جُمعت من ارتفاعات شاهقة، مثل: LA1969، و LA1970، و LA1971. وتتمثل خصائص القدرة على تحمل البرودة فى: إنبات البذور، والـ PSII electron transport، والتسرب الأيونى، وفلورة الكلوروفيل، وتراكم الكتلة الحيوية، وتستعيد النباتات نموها سريعًا بعد التعرض للحرارة المنخفضة عما يحدث فى الطماطم.

ويتوزع النوع *S. peruvianum* من شمال بيرو إلى أقصى شمال ساحل شيلى (من خط عرض ٥,٥ إلى ١٧° جنوبًا)، كما ينتشر على ارتفاعات تتراوح من سطح البحر حتى ارتفاع ٣١٠٠ م. وتتميز السلالات التى تتوزع على أقصى الارتفاعات (٢٤٠٠– ٣١٠٠م) بأن سيقانها رفيعة، وباحتوائها على شعيرات غدية كثيفة، وبأن أوراقها ضيقة، وتلك هى التى يطلق علها اسم الطراز البيولوجى *glandulosum* (هى حاليًا *S. arcanum*). وعلى خلاف الطماطم المنزرعة، فإن سلالات *S. peruvianum* التى جمعت من ارتفاع ٢٤٠٠ م من سطح البحر (مثل LA385) تعاود النمو سريعًا بعد تعرضها لحرارة منخفضة وإضاءة ضعيفة لمدة أسبوعين. ولم يكن لمعاملة البرودة أية تأثيرات سلبية على مراحل البناء الضوئى فى النوع البرى، والتى تمثلت فى تثبيت ثانى أكسيد الكربون، وانطلاق الأكسجين، وفلورة الكلوروفيل١، ونشاط الإنزيمين fructose-1,6-biphosphatase، و RubisCo فى الـ stroma، وأكسدة الـ RubisCo cystein. وفى الحرارة الأقل من المثلى (١٦/١٤° م نهار/ليل) يزداد معدل البناء الضوئى فى سلالات *S. peruvianum* التى تنتشر فى الارتفاعات الشاهقة، ليس فقط عن معدل البناء فى الطماطم تحت نفس الظروف، وإنما

كذلك عن معدل البناء الضوئى فى نفس السلالات البرية فى ظروف الحرارة المثلى (٢٥/٢٠ْم نهار/ليل) (Venema وآخرون ٢٠٠٥).

مصادر تحمل شدّ الجفاف

توجد صفة تحمل شد الجفاف فى بعض السلالات من الأنواع التالية:

١- سلالتين من الطماطم الكريزية (الطراز cerasiforme) وجدتا ناميتين تحت ظروف الجفاف الشديد فى الصحراء الغربية لبيرو.

٢- النوع *S. chilense* ذى المجموع الجذرى القوى، والذى ينمو فى مناطق شديدة الجفاف، بالرغم من ضعف نموه الخضرى. وترجع قدرته على تحمل ظروف الجفاف إلى قدرة أوراقه على تحمل النقص الشديد فى رطوبتها قبل أن تظهر عليها أعراض الذبول، وإلى استطاعتها امتصاص الرطوبة الأرضية اللازمة لها من الضباب الذى يوجد فى الهواء الجوى. ولا تقتصر هذه الصفة على سلالة معينة من هذا النوع، بل إنها توجد فى جميع سلالاته (Rick ١٩٧٢).

لقد وجدت صفة القدرة على تحمل الجفاف أثناء إنبات البذور فى نباتات النوع *S. pimpinellifolium*، وأمكن التعرف على أربعة QTLs على صلة بتلك الخاصية جاء اثنتان منها من *S. pimpinellifolium* واثنتان من الطماطم التى استخدمت فى التلقيح مع النوع البرى (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

إن الطماطم *S. lycopersicum* لا يتوفر فيها تباينات يُعتدُّ بها فى تحمل الجفاف أو الشدِّ الأسموزى، ويتعين اللجوء إلى بعض الأنواع البرية للبحث عن تلك الخاصية.

يتواجد النوعان *S. pennellii*، و *S. chilense* فى البيئات القاحلة وشبه القاحلة بأمريكا الجنوبية. ويتأقلم النوع *S. pennellii* على المنحدرات الصخرية الساحلية الشاهقة فى بيرو، وهى منطقة تقل فيها الأمطار بشدة، بينما يكثر فيها تواجد الندى فى الصباح الباكر. هذا بينما يتأقلم النوع *S. chilense* على صحراء أتاكاما Atacama

فى شمال شيلى، وهى أكثر الصحراوات الباردة جفافًا فى العالم. وتتواجد نباتات *S. chilense* — غالبًا — منفردة — فى قنوات صغيرة جافة بتلك المنطقة.

يُنتج النوعان *S. pennellii*، و *S. chilense* ثمارًا صغيرة خضراء، وكلاهما غير محدود النمو. ولنباتات النوع *S. pennellii* أوراقًا صغيرة سميكة مدوَّرة، ومجموع جذرى جيد التكوين. ويبدو أن تأقلم نباتات هذا النوع على البيئة القاحلة التى يتواجد فيها مرده إلى كفاءته العالية فى استخدام الماء (WUE) وقدره أوراقه على الاستفادة من الندى. ففى إحدى الدراسات ازدادت كفاءة النباتات فى استخدام الماء من ٢,٧١ جم/كجم عند ١٠٠٪ سعة حقلية إلى ٣,٤٢ جم/كجم عند ٢٥٪ سعة حقلية، بينما لم تتغير كفاءة استخدام الماء فى نباتات الطماطم *S. lycopesicum* بتغير السعة الحقلية؛ حيث استمرت عند ٢,٢٢ جم/كجم.

ولقد أمكن التعرف على ثلاثة QTLs أو ثلاثة مواقع جينية ترتبط بصفة كفاءة استخدام الماء فى *S. pennellii*.

ومن المظاهر الأخرى لتحمل الجفاف فى *S. pennellii* سرعة انغلاق الثغور بالأوراق لدى تعرض النباتات لشدِّ الجفاف. ونجد أن الأوراق المفصولة من *S. pennellii* تفقد ١,٢٪ من وزنها الرطب/ساعة، بينما يزداد هذا الفقد إلى ٤,٢٪/ساعة فى *S. chilense* وإلى ٤,٢٪/ساعة فى *S. lycopersicum*. وتتعرف أوراق *S. pennellii* على الانخفاض فى تيسر الماء بمجرد فصلها عن النبات، وتستجيب لذلك بغلق ثغورها فى الحال.

كذلك تحتوى أوراق *S. pennellii* على كمية من الدهون بطبقة أديم البشرة تزيد بمقدار ٢٠ ضعف عن تلك التى توجد بالطماطم. كما يزيد سمك طبقة أديم أوراق *S. pennellii* إلى ٥,٥ ميكروميتر، مقارنة بسمك قدره ١,٥ ميكروميتر فى الطماطم. وتلك الصفة الأخيرة يتحكم فيها عدة جينات.

وتتميز نباتات *S. chilense* بنموها الجذرى الجيد التكوين بقدر أكبر من الطماطم؛ بما يمكنها من امتصاص الماء من طبقات التربة العميقة فى القنوات الصغيرة الجافة

arroyos عقب سقوط الأمطار الموسمية. ولقد لوحظ أنه تحت ظروف الجفاف يزداد النمو الجذرى بينما ينخفض معدل نمو الأوراق والبادرات فى *S. chilense*.

وبينما يحدث الذبول عند قطع الماء عن النباتات بعد ٢-٣ أيام فى الطماطم، فإنه يحدث بعد ٤-٦ أيام فى *S. pennellii*، وبعد حوالى ١٥ يومًا فى *S. chilense*. كذلك يزداد الجهد الأسموزى osmotic potential بالأوراق لدى التعرض لظروف الجفاف إلى -٢,٣٧ ميجاباسكال فى *S. chilense*، مقارنة بجهد أسموزى قدره -١,٦٢ ميجاباسكال فى *S. pennellii*، و-١,٢٠ ميجاباسكال فى الطماطم؛ الأمر الذى يُحافظ على قدرة خلايا الأوراق على الامتلاء فى *S. chilense*؛ فلا تذبل أوراقها سريعًا عند نقص الماء فى التربة، وإنما هى تلتف وتصبح سهلة التقصف نسبيًا (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

مصادر تحمل شد غدق التربة

توجد صفة القدرة على النمو فى الأراضى الغدقة وتحمل ظروف الغدق فى الطماطم الكريزية (الطراز cerasiforme)، الذى ينمو بريًا فى بعض المناطق الاستوائية التى يتراوح معدل التساقط السنوى للأمطار فيها من ٤-٥ أمتار. ومن أمثلته السلالة LA1421.. تلك التى وجدت مقاومة لظروف الغدق فى اختبارات أجريت لهذا الغرض ضمت مئات السلالات من الطماطم والأنواع البرية الأخرى (Rick ١٩٨٢).

مصادر تحمل شدِّ الملوحة

توجد صفة القدرة على تحمل شدِّ الملوحة فى *S. galapagense* التى استطاعت نباتاته البقاء والنمو فى مزارع مائية زيدت فيها نسبة ماء البحر (بدلاً من الماء العذب) فى المحلول المغذى تدريجيًا، إلى أن وصلت إلى ١٠٠٪، بينما تداعت نباتات الطماطم عند مستوى ٥٠٪ لماء البحر فى المحلول المغذى (عن Rick ١٩٨٢).

هذا.. وتُعرف القدرة على تحمل شدِّ الملوحة فى كلٍ من أنواع الطماطم البرية: *S. pimpinellifolium*، و *S. cheesmaniae*، و *S. galapagense*، و *S. pennellii*، و *S. peruvianum*.

ولقد وجدت عدة QTLs على صلةبقدرة البذور على الإنبات فى ظروف الشدّ الملحى، وذلك فى تلقيح بين *S. pimpinellifolium* والطماطم. توزعت تلك الـ QTLs على الكروموسومات أرقام ٣، و٥، و٩ (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

وأوضحت الدراسات أن مقاومة نباتات النوع *S. galapagense* للملوحة كانت بسبب قدرة خلاياها على البقاء، بالرغم من ارتفاع محتواها من الصوديوم؛ إذ لم تكن لهذه النباتات أية قدرة غير عادية على خفض امتصاصها لأيون الصوديوم (Rush & Epstein ١٩٧٦)؛ حيث وصل تراكم الصوديوم فى أنصال وأعناق أوراقها إلى ٢٠٪ من الوزن الجاف، بينما لا يحدث ذلك فى الطماطم؛ لأن الصوديوم يصبح سامًا — ويموت النبات — إذا زاد تركيزه على ٥٪ من الوزن الجاف لأنسجة الأوراق. كما وجد أن الجيل الأول الهجين بين هذا النوع والطماطم، وكذا السلالات المنعزلة فى الأجيال التالية.. يتراكم فيها الصوديوم بحرية كما فى النوع البرى؛ مما دفع الباحثين إلى اقتراح تقييم قدرة النباتات على تحمل الملوحة من خلال تقدير مستوى الصوديوم المتراكم فى النموات الخضرية (عن Rick ١٩٨٢).

مصادر لمختلف حالات الشدّ البيئى

من أهم مصادر صفات تحمل الظروف البيئية القاسية — بصورة عامة — فى أنواع الطماطم البرية، ما يلى (عن Chetelat ٢٠١٢):

صفة التحمل		النوع البرى مصدر الصفة	السلالات
الجفاف	Drought	*S. pimpinellifolium*	LA1578, LA1595, LA1600, LA1607, LA2718
الجفاف	Drought	*S. pennellii* (general fealure)	LA716, and others
الجفاف	Drought	*S. chilense* (genral feature)	LA1958, LA1959, LA1972, and others
الجفاف	Drought	*S. sitiens* (genral feature)	LA1974, LA2876, and others
غدق التربة	Flooding	*S. lycopersicum* 'cerasiforme'	LA1421, and others

صفة التحمل		النوع البرى مصدر الصفة	السلالات
غدق التربة	Flooding	*S. juglandifolium*, *S. ochranthum* (general feature)	LA2120, LA2682
الحرارة العالية	High temperatures	*S. lycopersicum*	LA2661, LA2662, LA3120, LA3320
الحرارة المنخفضة	Low temperatures	*S. habrochaites*	LA1363, LA1393, LA1777, LA1778
الحرارة المنخفضة	Low temperatures	*S. chilense*	LA1969, LA1971, LA2883, LA2773, LA2949, LA3113
الحرارة المنخفضة	Low temperatures	*S. lycopersicoides*	LA1964, LA2408, LA2781,
سُمية الألومنيوم	Aluminum toxicity	*S. lycopersicum* 'cerasiforme'	LA2710 (suspected)
الملوحة	Salinity	*S. chilense*	LA1930, LA1932, LA1958, LA2747, LA2748, LA2880, LA2931
الملوحة	Salinity	*S. galapagense*	LA1401, LA1508, LA3909,
الملوحة	Salinity	*S. cheesmaniae*	LA0749, LA3124
الملوحة	Salinity	*S. lycopersicum*	LA2711

مصادر مقاومة الأمراض

وُجدت بمختلف الأنواع البرية للجنس *Solanium* جينات تتحكم فى المقاومة لأكثر من ثمانية وعشرين مسببًا مرضيًا؛ نقل منها — بالفعل — إلى أصناف الطماطم التجارية جينات المقاومة لستة عشر مسببًا مرضيًا منها (Rick وآخرون ١٩٨٧). كما اكتشفت فى هذه الأنواع كذلك صفات المقاومة لبعض العيوب الفسيولوجية؛ مثل تعفن الطرف الزهرى، والتلون الفضى. وجدير بالذكر أن المقاومة لبعض المسببات المرضية وجدت فى أكثر من نوع برى، كما فى حالة المقاومة للتقرح البكتيرى، وفيرس اصفرار والتفاف أوراق الطماطم، بينما وجدت المقاومة فى نوع واحد فقط كما فى حالة المقاومة

للذبول الفيوزارى ونيماتودا تعقد الجذور. وغنى عن البيان أن هذه القائمة لجينات المقاومة للأمراض فى ازدياد مستمر؛ بما يضيفه إليها الباحثون.

ولقد أمكن الاستفادة من حالات المقاومة للأمراض التى تتوفر فى الأنواع البرية *S. habrochaites*، و *S. chilense*، و *S. arcanum*، وذلك بتلقيح *S. aracnum* مع الطماطم مع استخدام *S. habrachaites* كنوع وسطى (قنطرى). ولقد أمكن الحصول على عديد من السلالات بعد عمل سلسلة من التهجينات الرجعية لهجين الجيل الأول الثلاثى الجينوم *S. arcanum* × (*S. lycopersicum* × *S. chilense*) مع *S. lycopersicum*، وذلك بعد الانتخاب فى الجيل الثانى للتلقيح الرجعى الثالث لمقاومة مسببات أمراض الطماطم: فيرس موزايك الطماطم، والسلالتين صفر، و٢ من *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*، والسلالتين ١، و٢ من *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*، و *Verticillium dahaliae*، و *Oidium lycopersici*، و *Meloidogyne incognita*، و *Trialeurodes vaporariorum*. وكانت إحدى هذه السلالات (وهى Cm 180) مقاومة للبكتيريا *Clavibater michiganesisi* sub sp. *michiganensis*، وتبين أن مقاومتها كانت بسيطة وسائدة (أُعطى الجين المسئول عن المقاومة الرمز Cm)، ولم يكن هذا الجين آليلى للجين الأصلى المتحصل عليه من *S. habrochaites* (طراز glabratum) وقد تبين أن الجين Cm يقع على الكروموسوم رقم ٤ (Vulkova & Sotirova ١٩٩٣).

مصادر مقاومة الحشرات والأكاروسات

وجدت بمختلف الأنواع البرية للجنس *Solanum* جينات تتحكم فى المقاومة لما لا يقل عن ست عشرة آفة حشرية وأكاروسية.. تصل المقاومة فى بعضها إلى مستوى المناعة (Rick ١٩٨٢). وهذه القائمة لحالات المقاومة للحشرات والعناكب — كسابقتها — فى ازدياد مستمر. وقد أضيف إليها — على سبيل المثال لا الحصر — مقاومة كل من الآفات التالية فى النوع *S. pennellii* (عن Lemke & Mutschler ١٩٨٤).

- الأكاروس (carmine) *Tetranychus cinnabarinus*.

- الأكاروس (2-spotted spider mite) *T. urticae*.
- ذبابة البيوت المحمية البيضاء (greenhouse whitefly)، وهى *Trialeurodes vaporariorum*.
- من البطاطس (potato aphid) *Macrosiphum euphorbiae*.

يعتبر النوع *S. habrochaltes* – وحده – مصدرًا لمقاومة ما لا يقل عن أربع عشرة حشرة؛ كما يُعد المصدر الوحيد المعروف لمقاومة تسع من هذه الحشرات. تختلف طبيعة مقاومة الحشرات فى هذا النوع، ومن بين مسببات المقاومة التى اكتشفت فيها ما يلى:

١–سمية مركب 2-tridecanone (وهو من الـ sesquiterpenoids)، الذى تفرزه الشعيرات الغدية، لحشرة *Manduca sexta* (أو tobacco hornworm).

٢–احتواء النموات الخضرية للنوع البرى على اثنين آخرين من الـ sesquiterpenoids، التى تجعل النبات مقاومًا للأكاروس *Tetranychus urticae* (أو two-spotted spider mite).

٣–تعد الشعيرات الكثيفة التى تغطى مختلف النموات الخضرية للنبات مسئولة عن مقاومته لحشرة ذبابة البيوت المحمية البيضاء *Trialeurodes vaporariorun*

ويتميز النوع *S. ochranthum* – كذلك بمقاومة عديد من الآفات.

ولقد كانت أكثر المركبات تواجدًا من بين تلك التى عُزلت من غدد الشعيرات الغدية من النوع *S. habrochaites* (بطرازية hirsutum، و glabratum) المركب: tetra-O-acylated sucrose ester، بينما كان المركب السائد الذى عُزلَ من تلك الغدد من النوع *S. arcanum* هو: 2,3,1'-tri-O-acylated sucrose ester. ويعتقد بأن تلك المركبات هى أكثر الـ sucrose esters مرارة فى تلك الأنواع، وأنها هى التى تلعب دورًا فى مقاومتها للحشرات (King وآخرون ١٩٩٠).

ويُقدر عدد الفلافونات flavoniods المتحصل عليها من النباتات بأكثر من ٩٠٠٠ مركب، وهى وثيقة الصلة بعديد من الوظائف الفسيولوجية، مثل الدفاع ضد الإصابات الحشرية والمرضية والحماية من الأشعة فوق البنفسجية الضارة. ولقد أمكن عزل فلافونات جديدة من الشعيرات الغدية (طراز ١، و٤) للسلالة LA 1777 من *S. harbochaites*، وهى:

3,7,3'-trimethyl myricetin

3,7,3',5',-tetramethyl myricetin

3,7,3',4',5', pentamethyl myricetin

(Schmidt وآخرون ٢٠١١).

هذا.. وقد وجد بالمسح بالميكروسكوب الإليكترونى طرز الشعيرات الغدية وغير الغدية التالية فى الطماطم وبعض أنواعها البرية (Toscano وآخرون ٢٠٠١):

النوع	الصنف أو السلالة	طراز الشعيرات
S. lycopersicum	Bruna VFN	I، و V1a (غدية)، و Va، و VIII (غير غدية)
	Santa Clara	VIc، و I (غدية)، و Va، و III، و Vb (غير غدية)
S. pennellii	LA 716	IV (غدية)
S. habrochaites	PI 127827، و PI 127826	IV، و VIc، و VIII، و I (غدية)، و Va (غير غدية)
طراز glabratum من *S. habrochaites*	PI 134417	IV، و VIc، و VIII، و I (غدية)، و Va (غير غدية)

مصادر صفات الجودة وبعض الصفات الهامة الأخرى

يحتوى الذراع الطويل للكروموسوم الرابع لمختلف الأنواع البرية من الجنس *Solanum* على جينات عديدة تتحكم كل مجموعة منها فى بعض من صفات جودة الثمار، مثل محتوى المواد الصلبة الذائبة الكلية، وشكل الثمرة، ومحتواها من الليكوبين، والتركيب

البيوكيميائي. وقد تبين من دراسات استخدمت فيها سلسلة من السلالات التي تحتوي على أجزاء صغيرة — متداخلة جزئيًا — فيما بين السلالات وبعضها البعض — من الذراع الطويل للكروموسوم الرابع من كل من *S. peruvianum*، *S. habrochaites* .. تبين حمل ذلك الذراع الكروموسومي لجينات متعددة غير آليلية تتحكم في كل من حجم الثمار ومحتواها من المواد الصلبة الذائبة الكلية (Yates وآخرون ٢٠٠٤).

تتميز بعض سلالات *S. pimpinellifolium* بالارتفاع الكبير في محتوى ثمارها من المواد الصلبة الذائبة، ومن أمثلة ذلك السلالات: UPV-17039 (١٣,٦٪)، وUVP-16978 (١٠,٧٪)، و UPV-16984 (١٠,٧٪)، و UPV-16982 (١٠,٢٪)، و UPV-16985 (١٠٪).

ويرتفع محتوى الثمار من فيتامين C كثيرًا في السلالات UPV-16985 (٧٦ مجم/١٠٠جم وزن طازج)، و UVP-16904 (٥٢,٧ مجم/١٠٠ جم)، و UVP-18262 (٥١,٥ مجم/١٠٠ جم)، و UPV-16984 (٤٣,٥ مجم/١٠٠ جم).

أما نسبة السكر إلى الحموضة المعايرة فكانت أعلى ما يمكن في السلالة UVP-16985 (٢٢,٥)، وبدرجة أقل في السلالتين UPV-17039 (١٩,٦)، و UPV-16984 (١٧,٨)، وذلك من بين ٢٠ سلالة من هذا النوع البري جُمعت من الإكوادور وبيرو، وتم تقييمها لتلك الصفات، إضافة إلى ستة أصناف من الطماطم شملتها الدراسة للمقارنة؛ حيث قُدِّرت تلك القياسات في أحد هذه الأصناف — وهو Nema-R — كما يلي: نسبة المواد الصلبة الذائبة الكلية ٥,١٪، وفيتامين C ١٨,٣ مجم/١٠٠جم، ونسبة السكر إلى الحموضة ١٥,٨ (Roselló وآخرون ٢٠٠٠).

ولقد أمكن التعرف على آليل يُكسب ثمار النوع البري *S. pennellii* طعم الخيار، ويُعتقد بأنه أُوقف نشاطه أثناء استئناس النوع (Matsui وآخرون ٢٠٠٧).

ومن بين مصادر الصفات الهامة في سلالات التربية في الطماطم والمتحصل عليها من الأنواع البرية، ما يلي (عن Chetelat ٢٠١٢):

الصفة	سلالة الطماطم	النوع البرى مصدر الصفة
المتوك الداكنة	LA 0214	*S. peruvianum*
الثمار المضغوطة compressed	LA 1015	*S. cheesmaniae*
الثمار الخضراء المصفرة	LA 1016	*S. cheesmaniae*
الغلاف الثمرى الخارجى السميك pachypericarp	LA 1017	*S. cheesmaniae*
	LA 1019	
المواد الصلبة العالية والصبغة الكثيفة	LA 1500	*S. chmielewskii*
المواد الصلبة العالية	LA 1501	*S. chmielewskii*
	LA 1502	
	LA 1503	
	LA 1563	
الأنثوسيانين بالثمار	LA 1996	*S. chilense*
الميسم البارز	LA 2380	*S. pimpinellifolium*
ارتفاع محتوى الـ 2-tridecanone	LA 3855	*S. habrochaites*
ارتفاع محتوى الثمار من البيتاكاروتين	LA 3897	*S. galapagense*
	LA 3898	
	LA 3899	
ارتفاع محتوى الثمار من السكروز	LA 4104	*S. chmielewskii*
	LA 4453	
	LA 4454	
القدرة الجيدة على تجديد النمو فى البيئات	LA 4136	*S. peruvianum*
الشعيرات الكثيفة poodle syndrome	LA 4424	*S. lycopersicoides*
الثمرة الباذنجانية الشكل	LA 4425	*S. lycopersicoides*
الأوراق المخضوضرة virescent	LA 4428	*S. lycopersicoides*

دراسات الوراثة الجزيئية للاستفادة من الأنواع البرية

النوع *S. pimpinellifolium*

وجد أن السلالة LA 2093 من النوع البرى *S. pimpinellifolium* تحتوى على عديد من الجينات التى تتحكم فى صفات مرغوب فيها، تتضمن صفات جودة الثمار وتحمل حالات شد بيئى وبيولوجى، وأمكن عمل خريطة جزيئية تغطى ١٠٠٢,٤ cM من الإثنى عشر كروموسومًا بمتوسط مسافة ٤,٠ cM. ويمكن أن تُفيد هذه الخريطة فى عمليات الانتخاب التى تعتمد على الواسمات الجزيئية للصفات المرغوب فيها فى السلالة LA 2093 وربما – كذلك – فى تعرف التباينات الوراثية فى الطماطم (Sharma وآخرون ٢٠٠٨).

النوع *S. peruvianum*

أمكن إنتاج سلالات Introgression lines (سلالات انتقلت إليها أجزاء من كروموسومات أنواع أخرى) من الطماطم (ILs) تحتوى – فيما بينها – على معظم جينوم السلالة PI 126944 من *S. peruvianum*، وكانت بعض تلك السلالات مقاومة لكل من فيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وفيرس ذبول الطماطم المتبقع، كما فى السلالة البرية (Julián وآخرون ٢٠١٣).

النوع *S. habrochaites*

تمكن Montforte & Tanksley (٢٠٠٠) من نقل ٨٥٪ من جينوم السلالة LA 1777 من *S. habrochaites* لصنف الطماطم E 6203 موزعًا على حوالى ٩٨ سلالة (من LA 3913 إلى LA 4010) احتوت كل منها على قطعة كروموسومية أو عدة قطع كروموسومية من *S. habrochaites* فى حالة أصيلة، منها ٥٧ سلالة (من LA 3913 إلى LA 3969) بها تمثيل جيد للجينوم بأقل عدد من القطع الكروموسومية فى كل منها، وغالبيتها ذات أصول وراثية متماثلة isogenic. أما باقى السلالات (من LA 3970 إلى LA 4010) فإنها تحتوى على عديد من القطع الكرموسومية بكل منها.

ومعظم هذه السلالات خصبة ذاتيًا، ولكن بعضها عقيم ذاتيًا تحت ظروف الحقل، ويتعين تلقيحها ذاتيًا يدويًا لتعقد ثمارًا (يراجع كذلك Rick ٢٠٠٧).

كما أمكن عمل خريطة جزيئية للطماطم فى عشيرة تلقيح رجعى أول لتلقيح بين سلالة الطماطم NC 84173 كأم للتهجين الأصلى وكأب رجعى، والسلالة PI 126445 من *S. habrochaites*، علمًا بأن سلالة الطماطم تحمل مقاومة لعديد من الأمراض، ليس منها الندوة المبكرة والندوة المتأخرة، والسلالة البرية غير متوافقة ذاتيًا وتحمل مقاومة لعديد من الأمراض، منها الندوة المبكرة والندوة المتأخرة. واشتملت الخريطة على ١٤٢ واسمة RFLP، و٢٩ من نظائر جينات المقاومة resistance gene analogues (اختصارًا: RGAs). غطت الخريطة ١٤٦٩ سنتى مورجان من الإثنى عشر كروموسومًا، بمتوسط مسافة موسومة قدرها ٨,٦ سنتى مورجان. ولقد توزعت مواقع الـ RGAs على تسع من الكروموسومات الإثنى عشر. وتطابقت مواقع بعض الـ RGAs مع مواقع عديد من جينات المقاومة المعروفة، سواء أكانت رئيسية R genes، أم كمية، متضمنة: Cf-1، و Cf-4، وCf-9، و Cf-ECP2، وrx-1، و Cm1.1 على الكروموسوم رقم ١، وTm-1 على الكروموسوم رقم ٢، و Asc على الكروموسوم رقم ٣، و Pto، و Fen، و Prf على الكروموسوم رقم ٥، وOl-1، وMi، وTy-1، و Cm6، و Cf-2، و Cf-5، و BW-5، و BW-1 على الكروموسوم رقم ٦، و I-1، و I-3، و Ph-1 على الكروموسوم رقم ٧، و $Tm\ 2^a$، و Fr1 على الكروموسوم رقم ٩، و Lv على الكروموسوم رقم ١٢ (Zhang وآخرون ٢٠٠٢).

هذا.. وتحتوى قاعدة الكروموسوم ١ فى سلالة الطماطم TA 523 على قطعة ٤٠ سنتى مورجان نقلت إليها من السلالة LA 1777 من *S. habrochaites*، وهى قطعة تؤثر فى عديد من الصفات البستانية الهامة. وتبين أن تلك القاعدة الكروموسومية تحتوى على عدة QTLs هى التى تؤثر على الصفات البستانية وصفات الثمرة، ولا يمكن إرجاعها إلى تأثير متعدد لجين واحد (Monforte & Tanksley ٢٠٠٠).

النوع *S. pennellii*

تمكن D. Zamir ومجموعته من نقل جينوم *S. pennellii* لصنف الطماطم M-82 فى ٥٠ introgression lines (من LA 4028 إلى LA 4103)، كل منها أصيل فى قطعة كروموسومية واحدة. تتضمن هذه المجموعة ٢٥ سلالة تحتية sublines بأجزاء كروموسومية صغيرة. ومعظم هذه السلالات خصبة بدرجة مقبولة، ويمكن إكثارها فى زراعات حقلية، لكن بعضها عقيم جزئيًّا ويلزم إجراء التلقيح الذاتى فيها يدويًّا (Rick ٢٠٠٧ د، و Bolger وآخرون ٢٠١٤).



الفصل السادس

الطفرات ووراثة الصفات

كان عدد الطفرات المعروفة فى الطماطم ٩ طفرات فقط فى عام ١٩١٧، وارتفع الرقم إلى ٢٠ طفرة فى عام ١٩٣١، ثم إلى ٤٩ طفرة فى عام ١٩٤٧، و١١٨ فى عام ١٩٥٦، و٦٩٠ فى عام ١٩٦٧، ونحو ٨٠٠ طفرة فى عام ١٩٧٥، وحوالى ١٢٠٠ طفرة فى عام ١٩٨٦، وإلى أكثر من ذلك بكثير فى الوقت الحاضر. يتبين من هذه الأرقام الزيادة الكبيرة التى تطرأ سنويًّا على عدد الجينات المعروفة فى الطماطم. ومن بين هذه الطفرات.. أُحدثت أكثر من ٣٠٠ طفرة بواسطة المعاملة بأشعة X، وأدخلت أكثر من ٢٠٠ طفرة من النوع القريب *S. pimpinellifolium*، واستحدثت طفرات أخرى كثيرة بالمعاملة بأشعة جاما أو بالنيترونات السريعة، إضافة إلى عديد من الطفرات التى نتجت من المعاملة بالمركبات الكيميائية المطفرة، مثل الـ ethylene imine، والـ ethyl methansulfonate.

والطفرات تتنوع ما بين المورفولوجية والفسيولوجية، ومنها ما هو على جانب كبير من الأهمية الاقتصادية، وما يستخدم فى دراسات النمو والتطور النباتى، ومنها ما تُكسب النبات أو الثمار مظهرًا غير مألوف.

ومن بين الطفرات غير المألوفة المظهر، ما يلى:

١- طفرة النمو الخضرى الصوفى Wo (Wooly foliage).

٢- طفرة النمو الورقى الملتف Cu (Curl).

٣- الطفرتان at، و r اللتان تعطيان ثمارًا صفراء اللون.

٤- الطفرة y التى تنتج ثمارًا وردية اللون.

٥- الطفرتان r، و y اللتان تنتجان – عند تواجدهما معًا – ثمارًا بيضاء اللون.

٦- الطفرة t التى تنتج ثمارًا ذات لون برتقالى محمر (tangerine).

٧- الطفرة B التى تنتج ثمارًا برتقالية اللون.

٨- الطفرة d الخاصة بالنمو المتقزم dwarf التى تستخدم للزراعة فى أصص الزينة.

٩- الطفرة gh (ghost أو الشبح): تنبت بذور النبات الأصيلة فى الطفرة (ghgh)، لتنتج بادرات ذات أوراق فلقية طبيعية أو مصفرة قليلاً، إلاّ أن الورقة الحقيقية الأولى تبدو باللونين الأخضر العادى والأبيض، ثم تكون الأوراق التالية طبيعية أو مبرقشة كذلك باللونين الأخضر والأبيض (Rick ١٩٨٦).

ولدراسات وراثة الصفات والهندسة الوراثية .. اقترح Meissner وآخرين (١٩٩٧) الاستعانة بصنف الطماطم الشديد التقزم ميكروتوم Micro-Tom فى دراسات وراثة الطماطم؛ فهذا الصنف يمكن زراعته بكثافة تصل إلى ١٣٥٧ نباتًا بكل متر مربع، وهو يُكمل دورة حياته — حتى اكتمال نضج الثمار خلال فترة ٧٠-٩٠ يومًا، كما يمكن تحويله وراثيًا بمعدلات تصل إلى ٨٠٪ بواسطة الأجروباكتيرم Agrobacterium عند استعمال الأوراق الفلقية. لا يختلف هذا الصنف عن أصناف الطماطم القياسية سوى فى زوجين من الجينات؛ وبذا.. فإن أى طفرة أو جين معزول بطرق الهندسة الوراثية يمكن دراستها بسهولة فى الخلفية الوراثية للصنف ميكروتوم، ثم نقله — عند الضرورة — إلى أى صنف آخر عادى.

أمثلة لبعض الطفرات الاقتصادية

من بين الطفرات البسيطة الهامة التى أمكن التعرف عليها فى الطماطم ما يلى:

١- الجين (self pruning) الذى يتحكم فى النمو المحدود، والذى ربما كان أهم الطفرات التى أمكن التعرف عليها فى الطماطم. اكتشف هذا الجين عام ١٩١٤ كطفرة طبيعية فى ولاية فلوريدا الأمريكية، ونقل إلى الأصناف الجديدة المحسنة منذ الأربعينات، ويعد حاليًا أكثر الجينات انتشارًا فى جميع أصناف الطماطم التى تزرع فى الحقول المكشوفة من أى جين طفرى آخر.

٢- جين النضج الأخضر المتجانس ug (uniform green) الذى تختفى معه الأكتاف الخضراء القاتمة اللون فى الثمار الخضراء الناضجة، أو غير الناضجة، ويحل محلها لون أخضر متجانس.

٣- جين عدم وجود المفصل فى عنق الثمرة j أو j-2 (jointless pedicel)، وهو المسئول عن عدم بقاء جزء من العنق متصلاً بالثمرة بعد الحصاد، وتبقى - بالتالى - بحالة جيدة فى العبوات أثناء التداول. أما الأصناف العادية.. فتشاهد فيها أعناق الثمار، وقد اخترقت الثمار المجاورة لها فى العبوات؛ مما يؤدى إلى تلفها فى الغالب.

٤- أكثر من ٥٠ جينًا مختلفًا لصفة العقم الذكرى، يكفى أى منها لجعل النبات عقيم الذكر.

٥- عدد من الجينات التى تتحكم فى مكونات الطعم فى الثمرة.

٦- عديد من الجينات التى تتحكم فى المقاومة لكثير من الأمراض. وتعتبر الطماطم من المحاصيل الهامة التى تكثر بها الأصناف المتعددة المقاومة للأمراض، والتى تصل إلى خمسة أمراض فى بعض الأصناف الثابتة وراثيًا، وإلى ١٠-١٢ مرضًا فى بعض الهجن (عن Rick ١٩٨٦).

ومن بين الدراسات المبكرة التى أُجريت خلال الثُلث الأول من القرن العشرين على وراثة بعض الصفات المورفولوجية فى الطماطم تبين ما يلى (عن Boswell ١٩٣٧):

الصفة	الجين المتحكم فيها	الصفة السائدة
● لون لب الثمرة		
أحمر مقابل الأصفر	R-r	الأحمر
أحمر مقابل برتقالى محمر	T-t	الأحمر
● الجلد		
أصفر مقابل عديم اللون	Y-y	الأصفر
أكتاف داكنة الخضرة مقابل لون أخضر متجانس	U-u	الأكتاف داكنة الخضرة
ناعم مقابل زغبى	P-p	الناعم
● شكل الثمرة		
كروى مقابل كمثرى		الكروى
قصير مقابل مطاول	O-o	القصير
الطبيعى مقابل المفصص	F-f	الطبيعى

الصفة	الجين المتحكم فيها	الصفة السائدة
الطبيعى مقابل المنتهى بحلمة	N-n	الطبيعى
● الفصوص بالثمرة		
فصان مقابل عدة فصوص		الفصان
● حجم الثمرة		
كبيرة مقابل صغيرة		الوسط
● طبيعة النمو		
طويل مقابل متقزم	D_1-d_1	الطويل
متقزم مقابل شديد التقزم	D_2-d_2	المتقزم
الطويل مقابل القصير المتفرع	Br- br	الطويل
الطويل مقابل المحدود النمو	Sp-sp	الطويل
● الأوراق		
خضراء مقابل صفراء اللون	L-l	الخضراء
طبيعة مقابل شكل ورقة البطاطس	C-c	الطبيعية
طبيعية مقابل سلكية	W-w	الطبيعية
طبيعية مقابل ذابلة	Wt- wt	الطبيعية
طبعية مقابل عديمة الشعيرات	H-h	الطبيعة
● النورة		
بسيطة مقابل مركبة	S-s	البسيطة
بسيطة مقابل بها أوراق	Lf-lf	الطبيعية
● لون الساق		
قرمزى مقابل أخضر	A_1-a_1	القرمزى
قرمزى مقابل يتحول إلى الأخضر	A_2-a_2	القرمزى
● موعد النضج		
مبكر مقابل متأخر		وسط
● عنق الثمرة		
بمفصل مقابل بدون مفصل	J-j	بمفصل
● طفرات مستحدثة بالإشعاع		
أوراق طبيعية مقابل خشنة	R_1-r_1	طبيعية

الصفة	الجين المتحكم فيها	الصفة السائدة
أوراق طبيعية مقابل صفراء	L-l	طبيعية
أوراق فلقية طبيعية مقابل ملتفة	Rc-rc	طبيعية
أزهار طبيعية مقابل عقيمة	St-st	طبيعية
بادرات طبيعية مقابل صفراء	Ys-ys	طبيعية
بادرات طبيعية مقابل بيضاء مصفرة	V-v	طبيعية

ويشتمل جدول (٦-١) على قائمة بعدد من جينات الطماطم الهامة، التى استخدمت فى برامج التربية لإنتاج أصناف محسنة، وأمثلة للأصناف التى توجد بها الجينات.

جدول (٦-١): أمثلة لبعض جينات الطماطم التى استخدمت فى برامج التربية لإنتاج أصناف محسنة (عن Tigchelaar ١٩٨٦).

اسم الجين	رمز الجين	أمثلة للأصناف التى يوجد بها الجين
	طبيعة النمو	
النمو المحدود (التقليم الذاتى) self pruinig	sp	UC 82, Cal Ace
النمو المتقزم dwarf	d	Epoch, Tiny Tim
ورقة البطاطس potato leaf	c	Geneva 11
العنق عديم المفصل jointless pedicel	*j-1*	Penn Red
	j-2	عدة أصناف
	المقاومة للآفات	
تلطخ الأوراق leaf mold	Cf-1	Sterling Castle
	Cf-2	Vetamold
	Cf-3	V121
	Cf-4	Purdue 135
المناعة للذبول الفيوزارى fusarium wilt		
السلالة ١	I-1	Pan American
السلالة ٢	I-2	Walter
المقاومة لذبول فيرتيسيليم verticllium wilt	Ve	VR Moscow
المقاومة لتبقع الأوراق السبتورى septoria leal spot		Targinnie Red

يتبع

تابع: (جدول ٦-١).

اسم الجين	رمز الجين	أمثلة للأصناف التى يوجد بها الجين
المقاومة للندوة المتأخرة late blight	Ph-1	New Yorker
المقاومة للندوة المبكرة early blight	Ad	Southland
المقاومة لتبقع الأوراق الرمادى gray leaf spot	Sm	Tecmseh, Chio III
المقاومة لفيرس موزايك التبغ tobacco mosaic	Tm, Tm-2, $Tm\text{-}2^2$	عدة أصناف
المقاومة لفيرس التفاف القمة curly top	؟	C5, Columbia
المقاومة لنيماتودا تعقد الجذور	Mi	Rossoll, VFN Bush
	صفات الثمار	
النضج المنتظم uniform ripening	u	Heinz 1350
الصبغة العالية high pigment	hp	Redbush
التخطيط الأخضر green stripe	gs	Tigerella
صبغة البيتاكاروتين العالية high beta	B	Caro-Rich
اللون القرمزى old gold crimson	og^c	Vermillion
الكاروتين المنخفض low total carotene	r	Snowball
اللون البرتقالى المحمر tangerine	t	Sunray, Jubilee
الجلد الشفاف colorless peel	y	Traveller
عدم النضج nonropening	nor	Long Keeper
العقم الذكرى	جينات كثيرة	
العقد البكرى parthenocarpy	pat-2	Severianin

ومن بين جينات الطماطم الهامة (والتى أسلفنا الإشارة إلى بعضها)، ما يلى (عن Kalloo ١٩٩٣):

الجين	الصفة التي يتحكم فيها
aa	غياب الأنثوسيان anthocyanin absent
alc	ألكوباكا alcobaca
Aps 1	أسيد فوسفاتيز ١ acid phosphatase 1

الجين	الصفة التى يتحكم فيها
B	beta-carotene بيتاكاروتين
bs	brown seed البذور البنية
c	potato leaf ورقة البطاطس
d	dwarf التقزم
h	hair absent غياب الشعيرات
hp	high pigment الصبغة الكثيرة
j	jointless غياب المفصل من عنق الثمرة
ls	lateral suppression تثبيط التفرع الجانبى
ms	male sterility العقم الذكرى
nor	non-ripening عدم النضج
Nr	never ripe لا تنضج أبدًا
rin	ripening inhibitor مانع النضج
sp	self pruning التقليم الذاتى
tmf	terminating flower الانتهاء بزهرة
u	uniform green الثمار الخضراء الفاتحة المتجانسة
Cf, I, I-1, I-2, Mi, Ph, Tm-1, Tm-2, $Tm\text{-}2^2$	جينات لمقاومة بعض المسببات المرضية

النمو المحدود ونصف المحدود

يتحكم الجين sp (من self-pruning) فى صفة النمو المحدود determinate (الذى يقل فيه عدد النورات الزهرية على الساق الرئيسية عن أربع نورات)، مقابل النمو غير المحدود (الذى يستمر فيه الساق الرئيسى فى النمو على صورة امتدادات للنموات الجانبية بعد تكوين النورات التى تأخذ وضعًا جانبيًّا على الساق الرئيسية).

وقد اكتشفت سلالة نصف محدودة النمو semideterminate يتأخر فيها توقف النمو القمى فى الساق الرئيسية بدرجة أكبر عما فى حالة النمو المحدود. وقد تبين أن تلك الصفة يتحكم فيها جين واحد مُتنحٍ أعطى الرمز sdt، علمًا بأن Sp متفوق على sdt (Elkind وآخرون ١٩٩١).

النمو المنبطح

إن صفة النمو المنبطح prostrate الذى يزداد معها المحصول الكلى والمحصول الصالح للتسويق (Ozminkowski وآخرون ١٩٩٠أ) هى صفة كمية ذات درجة توريث عالية قدرت – على النطاق الضيق – بين ٠,٧٧، و ١,٠ (Ozminkowski وآخرون ١٩٩٠ب).

الوريقات كاملة الحافة

توجد طفرة متنحية فى الطماطم تعرف باسم solanifolia، ويتحكم فيها الجين المتنحى sf. يتحكم هذا الجين فى إنتاج وريقات ذات حافة كاملة غير مفصصة. وقد وجد أن نباتات الطماطم العادية غير الحاملة لهذا الجين تُنتج وريقات كاملة الحافة غير مفصصة لدى معاملتها بحامض الجبرلليك، بينما تُنتج نباتات الطماطم المطفرة أوراقًا عادية لدى معاملتها بالكلورمكوات chlormequat (أى الـ CCC) المثبط لتمثيل الجبريللين (Sekhar & Sawhney ١٩٩١).

الأوراق القائمة

تُوجد فى الطماطم طفرة تُعرف باسم erectioid leaf يتحكم فيها الجين السائد جزئيًّا Erl. تتميز هذه الطفرة بأن أوراقها تصنع زاوية حادة مع الساق؛ مما يهيئ للنبات – ككل – فرصة أفضل لاستقبال أشعة الشمس والاستفادة منها، مع إمكان زيادة المحصول بزيادة كثافة الزراعة (Georiev & Kraptchev ١٩٩٢).

جين الشعيرات الورقية الصوفية

ظهرت طفرة فى سلالة الطماطم LS1371 تميزت بشعيراتها الورقية الكثيفة Wooly، أُعطيت الرمز Wo^{mz}، وتبين أنها ذات سيادة غير تامة، وظهرت الصفة بدرجة متوسطة فى الجيل الأول (Wo^{mz} /wo)، وكانت فعالة فى خفض الإصابة بالمن وصانعة الأنفاق حتى وهى فى الحالة الخليطة (Chai & Ding ٢٠٠٢).

النورات الزهرية الضخمة

حُصل من الانتخاب فى الأجيال الانعزالية لتلقيح بين الطماطم والنوع البرى ذو الثمار الصغيرة الحمراء (سابقًا: *L. humboltii*) على سلالة ثابتة وراثيًا أُطلق عليها اسم Multiflor تميزت بتكوينها لنورات زهرية فائقة الضخامة. تحمل تلك السلالة أوراقًا قليلة و ٤–٥ نورات ضخمة. وقد بلغ عدد الأزهار الخصبة المكتملة التكوين فى إحدى تلك النورات ٧٠٠–١٢٠٠ زهرة. تستمر النورات فى الازدياد فى الحجم حتى نهاية موسم النمو، ويعقد بها من ٥٠ إلى ٦٠ ثمرة متوسطة الحجم يتراوح وزن كل منها بين ٤٠، و ٥٥ جم (Stancheva وآخرون ١٩٩٧).

الجين $j\text{-}2^{in}$ وتشريح طبقة الانفصال

تحمل طماطم جُزر جالاباجوس البرية *S. cheesmaniae* جين غياب المفصل فى عنق الثمرة $j\text{-}2^{in}$ (وهو: jointless). يؤدى هذا الجين — مقارنة بالطماطم العادية — إلى تأخير بدء تكوين طبقة الانفصال عن المراحل الأولى لتمييز السبلات، وتغير فى شكل خلايا طبقة الانفصال عند تفتح الزهرة إلى صغيرة وقرصية، وتغير فى شكل خلايا البشرة قريبًا من منطقة الانفصال من مقعرة بوضوح تجاه القشرة الداخلية فى الطماطم العادية إلى خلايا متساوية الأقطار فى طبقة الانفصال عند تفتح الزهرة، بينما تكون خلايا البشرة قليلة التقعر. وتؤدى تلك التغيرات إلى تأخير تكوين طبقة الانفصال (Tabuchi وآخرون ٢٠٠٠).

وقد وجد من دراسة على أصول وراثية متشابهة isogenic lines — لا تختلف إلاّ فى صفة وجود أو غياب مفصل الثمرة — أن غياب المفصل كان مصاحبًا بانخفاض جوهرى فى كل من عدد الثمار الكلى والمحصول الكلى (Boiteux وآخرون ١٩٩٥).

وأمكن باستعمال واسمات الـ RFLP، والـ RAPD تحديد وجود الجين jointless-2 على الكروموسوم ١٢ (Zhang ٢٠٠٠).

طفرات لون الثمار الأخضر

تكون ثمار الطماطم التى تحمل الطفرة pale green بيضاء اللون تقريبًا، مقارنة باللون الأخضر الفاتح لثمار الطفرتين uniform green، و uniform gray-green اللتان لا يمكن تمييزهما عن بعضهما البعض. أما ثمار الطفرة apple green فإنها تكون متجانسة بلون ثمار صنف التفاح Granny Smith. كذلك يكون النمو الخضرى للطفرة الأخيرة بلون أخضر قاتم. وتعرف طفرة أخرى يطلق عليها اسم medium green، وفيها تكون الثمار خضراء متجانسة تقريبًا، ولكن مع لون أخضر أكثر قتامة عند الأكتاف، ومماثل للطفرة green shoulder، ولكن ليس بنفس درجة وضوحها.

وقد تبين أن الطفرتين apple green، و pale green يتحكم فيهما آليلات للجين u عند موقع الـ uniform green على الكروموسوم ١٠ (Mattia & Scott ٢٠١٤).

جين اللُّب الثمرى الأخضر gf

تتميز الطماطم السوداء والقرمزية اللون باحتوائها على الجين gf المسئول عن صفة اللب الأخضر، وفيها لا يتحلل الكلوروفيل، مع تمثيل الليكوبين اللذان يعملان معًا على إكساب الثمار لونًا داكنًا، هو فى حقيقته لون بنى، ولكن مع تباين تركيز الصبغات الأخرى نسبة إلى الكلورفيل.. تظهر الثمار بلون أسود أو قرمزى. وعلى خلاف الاعتقاد الخاطئ الشائع، فإن هذه الثمار لا يتراكم فيها الأنثوسيانين المضاد للأكسدة. يقع هذا الجين على الذراع الطويل للكروموسوم رقم ٨ (الإنترنت).

أمثلة للطفرات الفسيولوجية

حظيت الطماطم بدراسات عديدة فى مجال الوراثة الفسيولوجية، وأمكن التعرف على عديد من الجينات التى تتحكم فى صفات فسيولوجية معينة، منها — على سبيل المثال — ما يلى:

١-الجين Del ذو السيادة غير التامة: يتحكم هذا الجين فى إنتاج كميات كبيرة من الدلتا — كاروتين delta-carotene على حساب بقية الصبغات الكاروتينية التى

تتكون طبيعيًا فى النباتات العادية؛ ويعنى ذلك أن كاروتينات الطماطم يتم تمثيلها — كل على انفراد — من مادة أولية مشتركة بينها Common Precursor.

٢- تبين أن المركبات الرئيسية المسئولة عن النكهة والطعم المميزين فى الطماطم — وهى: 2-isobutylthiazole، و methylsalicylate، وeugenol، وcitrate، و malate يتحكم فى كل منها جين واحد.

٣- أظهرت النباتات الحاملة للجين btl نقصًا واضحًا فى البورون بالنموات الخضرية. وقد تبين من دراسات التطعيم أن الطفرة تمتص البورون بصورة طبيعية، إلا أنها قليلة الكفاءة فى نقل البورون الممتص من الجذور إلى بقية أجزاء النبات. كما اكتشفت طفرة مماثلة (fer) بالنسبة لعنصر الحديد.

٤- ظهرت كذلك طفرات ذابلة wilty mutants فى الطماطم أعطيت الرموز flc، و not، و sit. وقد أوضحت الدراسات الفسيولوجية أن ذبولها يرجع إلى سلوك غير طبيعى للثغور. كما تبين كذلك أن جذور الطفرات الثلاث تقاوم حركة الماء بها، وأنها تعانى حالة عدم توازن هرمونى؛ حيث وجد أن بها نقصًا واضحًا فى حامض الأبسيسيك abscisic acid. وقد أدت معاملتها بحامض الأبسيسيك إلى رجوعها إلى الحالة الطبيعية، فيما يتعلق بالذبول، وحالة الثغور والجذور. كما وجد أن حالة الذبول فى — النباتات الحاملة لطفرتين مجمعتين من هذه الطفرات الثلاث — كانت أشد مما فى النباتات الحاملة لطفرة واحدة.

٥- تبين أن نباتات الطماطم الطبيعية تنتج صبغة الأنثوسيانين المسماة بيتانين Petanin. وقد اكتشفت ثلاثة جينات غير آليلية، هى ag، و al، و Pn تسمح بتمثيل الأنثوسيانين، ولكنها تنظم ذلك زمنيًا خلال مختلف مراحل النمو النباتى. ويمثل الأنثوسيانين خلال المراحل الوسطية فى التراكيب af، و ah، و aw، و bls. كما اكتشفت طفرتان أخريان تتحكمان فى تركيب الصبغة الأنثوسيانينية، هما: a وفيها

الأجليكون aglycone عبارة عن بيونيدن Peonidin، و ai التى توجد فيها الصبغة فى صورة بتيونيدين Petunidin.

٦- تعانى الطفرة dgt من الاستجابة غير الطبيعية للجاذبية الأرضية فى كل من السيقان والجذور.

وأوضحت دراسات التطعيم أن سبب هذه الظاهرة يوجد فى النموات الخضرية، وقد وجد أن هذه الطفرة تستجيب للمستويات المنخفضة من الإثيلين؛ مما يدل على أن نموها غير الطبيعى يرجع إلى خلل فى تمثيل الأوكسين والإثيلين.

٧- ظهرت طفرة عقم ذكرى غير منتظمة فى ظاهرة العقم variable male sterile (vms). تُزهر الطفرة بصورة طبيعية فى الجو البارد، بينما تكون عقيمة فى حرارة ٣٠-٣٢°م. وقد تبين أن مرحلة النمو الحساسة للحرارة المرتفعة هى قبل الانقسام الميوزى فى المتوك بنحو ١٠ أيام.

٨- وجدت طفرة لا يمكنها تمثيل الحامض الأمينى ثيامين thiamine، ويلزم تزويدها به، وقد أخذت الرمز (tl) كما وجدت طفرتان هما: spa، و ten بهما نقص غير كامل فى الثيامين، وكانت تعانى الطفرة الأولى منهما (spa) من نقص آخر فى البريميدين Pyrimidine.

٩- ظهرت طفرة طماطم ذات احتياجات عالية جدًا من البوتاسيوم تصل إلى ١٠٠-٢٠٠ ضعف التركيز الطبيعى للتغذية بالبوتاسيوم فى النباتات العادية؛ حتى لا تظهر عليها نقص العنصر؛ علمًا بأن محتوى نباتات هذه الطفرة من العنصر عادى، وهو ما يدل على أن أعراض نقص العنصر بها لا ترجع إلى ضعف فى قدرتها على امتصاصه أو نقله فى النبات. ويُظهر ذلك خطأ الاعتماد على تحليل النموات الخضرية فى تقدير نقص العناصر (عن Rick ١٩٨٦).

طفرات الأنثوسيانين وعلاقتها بتحمل الشدِّ البيئى

دُرس تأثير ثلاثة جينات تؤثر فى تمثيل الأنثوسيانين (تمنع تكوينه) فى الطماطم، وهى: الجين ah (وهو Holfmann's anthocyaninless)، والجين aw (وهو anthocyanin without)، والجين bls (وهو baby lea syndrome)، ووجد أن كل هذه الجينات حفَّزت قدرة البذور على الإنبات فى ظروف شدٍّ بيئى متباينة (أيًّا كانت الخلفية الوراثية للسلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة التى استخدمت فى الدراسة)، هى ١٣ °م (حرارة منخفضة)، و ٣٣ °م (حرارة عالية)، و ١٢٠ مللى مول كلوريد صوديوم (شد ملحى)، و١٥٪ PEG-600 (شدٍّ جفافى)، بينما لم تؤثر أى من تلك الجينات على استطالة الجذور أو السويقة الجنينية العليا فى ظروف الشدِّ المختلفة (Atanassova وآخرون ٢٠٠١).

الطفرات الهرمونية فى الطماطم

تتوفر عديد من الطفرات الهرمونية فى الطماطم تؤثر فى محتوى النبات من الهرمون الطبيعى أو استجابتها له، ومن أمثلتها، ما يلى (عن Campos وآخرين ٢٠٠٩):

الطفرة	تأثيراتها
dgt	ضعف الحساسية للأوكسين
Nr	ضعف الحساسية للإثيلين
epi	الإنتاج العالى للإثيلين
not	ضعف إنتاج حامض الأبسيسك
gib3	المحتوى المنخفض من الجبريللينات
pro	زيادة إنتاج الجبريليينات
dpy	المحتوى المنخفض من البراسينوستيرويدات brassinosteroids
jai1-1	عدم الحساسية للجاسمونات jasmonates

وتتوفر فى صنف الطماطم Micro-Tom (الذى يُستخدم فى الأغراض البحثية بسبب صغر حجمه وقصر دورة حياته) عددًا من الطفرات الهرمونية التى أمكن نقلها لهذا الصنف كلٍ على انفراد. ومن بين تلك الطفرات، ما يلى (عن Campos وآخرين ٢٠٠٩):

الطفرة	الكروموسوم	الفئة الهرمونية	الوظيفة والتأثير المورفولوجي
diageotropica (dgt)	١	الأوكسين	ضعف الإحساس بالأوكسين. تفتقر للـ cyclophillin - عدم وجود جذور جانبية — الأوراق تتجه لأعلى hyponastic
Never ripe (Nr)	٩	الإثيلين	ضعف الإحساس بالإثيلين — تفتقر لمستقبل للإثيلين — لا تكمل الثمار نضجها
epinastic (epi)	٤	الإثيلين	زيادة إنتاج الإثيلين — الأوراق شديدة التدلي epinastic
notabilis (not)	٧	حامض الأبسيسك	مستوى منخفض من حامض الأبسيسك — الفقد الشديد للماء في ظروف الحرارة العالية
Gibberellin deficient 3 (gib3)	٧	حامض الجبريلليك	محتوى منخفض من حامض الجبريلليك — متقزم — الأوراق صغيرة وخضراء قاتمة اللون
procera (pro)	١١	حامض الجبريلليك	زيادة إنتاج حامض الجبريلليك — زيادة الطول — ضعف التفصيص في الوريقات الرئيسية
dumpy (dpy)	٢	البراسينوستيرويدات	انخفاض محتوى البراسينوستيرويدات — غالبًا غير قادرة على تحويل 6-deoxocatasterone إلى 6-deoxoteasterone — النبات قصير — يحدث تغير في مورفولوجي الورقة
jasmonic acid insensitive 1-1 (jai 1-1)	٥	الجاسمونات	غير حساس لحامض الجاسمونك — ضعف كثافة الشعيرات الغدية بالأوراق والثمار

ولقد أمكن التعرف على ثلاث طفرات متنحية يقل فيها إنتاج الجبريللين بشدة، وأعطيت الرموز gib 1، و gib 2، و gib 3، وهي تقع على كروموسومات مختلفة، وتتحكم في خطوات معينة في مسار تمثيل الجبريللين (Koornneef وآخرون ١٩٩٠).

وتتم المحافظة على طفرات الطماطم التي لا يمكنها تمثيل هرمونات معينة بالطرق التالية (عن Rick ٢٠٠٧ ج):

الطفرات	الجينات	معاملات الإكثار
ABA mutants	flc, sit, not	الرش أسبوعيًّا ابتداء من مرحلة البادرة بمحلول من: ٥٠ مجم ABA مُذاب فى ٥ مل إيثانول و ٠,٤ مل Triton و٤٠٠٠ مل ماء
Gibbrellin mutants	gib-1, gib-2, gib-3	معاملة البذور بحامض الجبريللك بتركيز ١٠٠ ميكرومول لكى تنبت
Thiamine mutants	ten, spa, tl	تستفيد هذه الطفرات من المعاملة بالثيامين، الذى يُعد ضروريًا فى حالة الطفرة tl. تكون المعاملة رشًّا طوال فترة حياة النباتات، أو بوضع حبوب فيتامين ب٦ فى التربة بعد الشتل

الطفرات المسببة للذبول

تُعرف عديد من طفرات الطماطم التى تسبب ذبولاً للأوراق، منها ما يلى:

الطفرة	الجين المتحكم فيها
impatiens	imp
notabilis	not
flacca	flc
sitiens	sit
wilty	Wlt

وجميع هذه الطفرات متنحية فيما عدا الطفرة الأخيرة. تبقى النباتات فى هذه الطفرة الأخيرة ذابلة حتى اكتمال حياتها، ولا تستجيب للرى، كما يظهر بأوراقها — تحت ظروف الزراعة المحمية — تحللا بالحواف يمتد تدريجيًّا نحو المركز، وتكون بدايته فى الأوراق السفلى، ثم يتقدم تدريجيًّا نحو الأوراق العليا (Rasmussen & Peirce ١٩٩٢).

الجين SI-SROI 1 لتحمل الملوحة

اكتُشِفَ الجين SI-SROI 1 الذى يجعل النباتات أكثر تحملاً للملوحة (Babajani وآخرون ٢٠٠٩).

النمو إلى أسفل فى الضوء

تحمل طفرة الطماطم lazy-2 الجين المتنحى lz-2 الذى يجعل بادرات الطماطم الحاملة له تنمو إلى أسفل فى الضوء، ولكنها تنمو إلى أعلى فى الظلام. وقد تبين أن الصبغة المستقبلة لتأثير الضوء الذى يتحكم فى اتجاه النمو هى صبغة الفيتوكروم phytochrome (Caiser & Lomax ١٩٩٣).

الـ epinasty

توجد طفرة فى الطماطم تعرف باسم epinastic، ويتحكم فيها الجين السائد Epi. تتميز هذه الطفرة بأن أوراقها تأخذ وضعًا عموديًّا إلى أسفل، وهى الظاهرة التى تعرف باسم epinasty. يُنتَج الإثيلين فى جميع أجزاء النباتات الحاملة لهذه الطفرة بمعدلات أعلى عن معدلات إنتاجه فى الأجزاء المناظرة لها من النباتات العادية، كما يزداد الفرق إنتاج الإثيلين بين النباتات الطفرية والعادية مع تقدمها فى العمر، وتزداد معها حدة ظاهرة الـ epinasty. هذا.. وكان مرد الزيادة فى إنتاج الإثيلين فى النباتات الطفرية إلى زيادة محتواها من الـ 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid وليس إلى زيادة فى نشاط الإنزيم المكون للإثيلين (Fujino وآخرون ١٩٨٨).

طفرة الطماطم od-2 التى تقلل إفرازات الشعيرات الغُدِّية

ظهرت طفرة متنحية أُطلق عليها اسم odorless-2 (ورمزها od-2) ذات تأثير متعدد، منها حدوث تغير فى مورفولوجى وكثافة ومحتوى الشعيرات الغدية، ولا يتراكم بتلك الشعيرات — التى هى من طراز VI — سوى آثار من المونوتربينات monoterpenes، والسيسكويتربينات sisquiterpenes، والفلافونويدات vlavonoids. هذا.. وتُنتج بالأوراق الـ od-2 المركبات الدفاعية الأخرى، والتى تتضمن الـ acyl sugars، و glycoalkaloids،

ومثبطات الـ proteinase التى ينظمها حامض الجاسمونك. ويبدو أن تلك الطفرة تؤثر فى رائحة النمو الخضرى لنبات الطماطم وتُسهم فى التأثير على التفاعل مع الكائنات الأخرى فى البيئة الطبيعية (Kang وآخرون ٢٠١٠).

طفرة الطماطم LeMir ذات العلاقة بالتفاعل مع كائنات التربة الدقيقة

تحمل الطماطم جينًا يعرف بالرمز LeMir ينشَط ويُستَحث عند إصابة القمة النامية للجذر بنيماتودا تعقد الجذور — أو عند التجريح — ليُفرز الجذر — سريعًا — بروتينًا يتشابه فى ٥٤٪ منه مع البروتين miraculin. ينتشر هذا البروتين فى التربة عقب إفرازه؛ بما يرجح أنه ربما يتفاعل مع الكائنات الدقيقة فى التربة (Brenner وآخرون ١٩٩٨).

طفرة عقم ذكرى تُحفز إنبات البذور فى ظروف الشدّ البيئى

تُعد بذور طفرة الطماطم عقيمة الذكر 7B-1 أكثر قدرة — عند الإنبات — على تحمل التأثيرات المثبطة للإنبات التى تُسببها معاملات الضغط الأسموزى العالى بفعل أى من المانيتول mannitol أو البولى إثيلين جليكول، ومعاملات الأملاح المختلفة والتى منها NaCl، و Na_2SO_4، و KCl، و K_2SO_4، ومعاملة شد الحرارة المنخفضة، وذلك مقارنة بالإنبات فى الطماطم العادية غير الطفرية. وقد تبين أن بذور الطفرة 7B-1 بها مستوى عالٍ من حامض الأبسيسك يُعد هو المسئول عن زيادة المقاومة لمختلف ظروف الشد. ونظرًا لإمكان التحكم فى خاصية العقم الذكرى فى تلك الطفرة بالتحكم فى الفترة الضوئية، فإنها يمكن أن تكون مفيدة فى برامج تربية الطماطم وإنتاج الهجن التجارية (Fellner & Sawhney ٢٠٠١).

جين البروتين LAT52 المتحكم فى إنبات حبوب اللقاح

يلعب الجين Lat52 — الذى يتحكم فى إنتاج البروتين LAT52 — دورًا أساسيًّا فى إنبات حبوب اللقاح؛ حيث أدى تحويل الطماطم وراثيًّا بشفرة الرنا المضادة للـ

Lat52 إلى إنبات حبوب اللقاح بصورة غير طبيعية وعدم قدرتها على إخصاب البويضات (Muschietti وآخرون ١٩٩٤).

طفرة طماطم صفراء اللون

عُثِرَ على طفرة ذات ثمار صفراء اللون فى صنف الطماطم Santa Clara، وتبين أنه يتحكم فيها جين واحد متنحٍ، وبدون أى تأثير أُمىٍّ. وفى هذه الطفرة انخفض تراكم الليكوبين بالثمار بنحو ٩٩٪، والبيتاكاروتين بمقدار ٧٧٪ فى الثمار الصفراء الناضجة، مقارنة بنسبتيهما فى الثمار الحمراء العادية. ولم يكن للطفرة أى تأثير على نسبة ما تحتويه الأوراق والأزهار من الكاروتينويدات الكلية (do Rego وآخرون ١٩٩٩).

الجين SI ; INT7 المؤثر فى نضج الثمار والمستحث بعوامل الشدِّ البيئى

أمكن التعرف على جين فى الطماطم يؤثر فى نضج الثمار ويُستحَث ببعض حالات الشد، أُعطى الرمز SI ; INT7. ومن بين مؤثرات الشدِّ التى تستحث فعل هذا الجين: حامض السلسيلك ، وحامض الجاسمونك، وأكسيد النيتريك NO، والملوحة (-Aboul Soud & El-Shemy ٢٠٠٨).

جين إنبات البذور داخل الثمار

تتميز طفرة الطماطم sitiens بانخفاض محتواها بشدة من حامض الأبسيسك، حيث قل محتوى الحامض فى جنين وإندوسوم بذورها إلى١٠٪ من محتوى الحامض فى الأجزاء المناظرة لها من بذور الطماطم العادية. تنبت بذور هذه الطفرة بسرعة أكبر كثيرًا عن سرعة إنبات بذور الطماطم العادية؛ بل إن بعض بذورها تنبت داخل الثمار قبل استخلاصها منها، وهى الظاهرة التى تُعرف باسم vivipary (Groot & Karssen ١٩٩٢).

التأثيرات المتعددة للطفرات

لأجل دراسة التأثير الكلى للآليلات الطفرية على مختلف الصفات النباتية — إضافة إلى تأثيراتها الأولية الأساسية — قامت Philouze (١٩٩١) بإنتاج سلالات ذات

أصول وراثية متشابهة isogenic lines فى كل صفاتها عدا فى الآليل الذى يُراد دراسة تأثيره. دُرس ذلك بالنسبة لـ ٢٧ آليلاً تتوزع على ٢٥ موقع جينى، ظهرت كل منها كطفرة أو نقلت بالتلقيح الرجعى إلى واحد من ٢٩ صنفاً.

وتضمنت الآليلات الطفرية التى نقلت بالتلقيح الرجعى، ما يلى:

رمز الطفرة	اسمها	وصفها	الكروموسوم الحامل لها
ah	hoffman's anthocyainless	غياب كامل للأنثوسيانين	٩
bls	baby lea syndrome	غياب الأنثوسيانين واندماج النمو	٣
br	brachytic	السلاميات قصيرة	١
bs	brown seed	الإندوسيرم بنى اللون	١
bs-2	brown seed-2	الإندوسيرم بنى اللون	٧
c	potato leaf	قلة عدد الوريقات وعدم تسنين حوافها	٦
d	dwarf	كل أجزاء النبات قصيرة والأوراق داكنة ومجعدة	٢
ep	easy peeling	سهولة إزالة قشرة الثمرة	؟
hp	high pigment	زيادة محتوى الثمار من الكلوروفيل والكاروتينويدات وحامض الأسكوربيك	١٢
J	jointless	عنق الثمرة بدون مفصل والنورات غير محدودة النمو	١١
J-2	jointless-2	عنق الثمرة بدون مفصل	
ls	lateral suppressor	النموات الجانبية قليلة أو معدومة والتويج صغير	٧
$ms\text{-}10^{35}$	male sterile-35	المتوك صغيرة وشاحبة اللون وتخلو من حبوب اللقاح والأزهار	
ms-32	male sterile-32	المتوك صغيرة وشاحبة وبنية اللون غالبًا ولا يوجد بها حبوب لقاح والمياسم مكشوفة	١
og^{c}	old gold crimson	التويج برتقالى مُسمر ولب الثمرة قرمزى	٦
pat-2	parthenocarpic fruit-2	القدرة على إنتاج ثمار بكرية	؟
ps-2	positional sterile-2	لا تتفتح أكياس حبوب اللقاح	؟

رمز الطفرة	اسمها	وصفها	الكروموسوم الحامل لها
sp	self pruning	النمو محدود	٦
u^G	uniform ripening Galapagos	أكتاف الثمار غير الناضجة بلون أخضر باهت جدًّا	١٠
u^J	uniform ripening Jubilee	أكتاف الثمار غير الناضجة بلون أخضر باهت جدًّا	١٠
u^+	non uniform ripening (wild allele)	أكتاف الثمار غير الناضجة خضراء اللون	١٠

ثروة جيرمبلازم الطفرات

يحتفظ مركز Rick للثروة الوراثية للطماطم C.M. Rick Tomato Genetics Resource Center فى جامعة كاليفورنيا – ديفز بأكثر من ١٥٦٠ سلالة تمثل ثروة المركز من الطفرات البسيطة، والمعلمات الأللوزيمية، وجينات المقاومة للأمراض، ونوعيات أخرى من الطفرات تتوزع على ما لا يقل عن ٦٣٠ موقع جينى، أُعطيت تفاصيلها فى Chetelat (٢٠٠٨، و٢٠٠٩، و٢٠١١، و٢٠١٤).

وباستثناء طفرات العقم الذكرى والطفرات المميتة وهى فى الحالة الأصيلة – والتى يُحافظ عليها بحالة خليطة وراثيًا – فإن جميع الطفرات الأخرى يُحتفظ بها حالة أصيلة وراثيًا.

الفصل السابع

تداول الطماطم لأغراض التربية

يتطلب الإلمام بطرق تربية الطماطم واستحداث التباينات الوراثية فيها التعرف على كيفية تداول النبات لأغراض التربية (مثل كيفية إجراء التلقيحات وجمع واختبار حبوب اللقاح ... إلخ)، ويستلزم ذلك بالضرورة دراسة طبيعية الإزهار والتلقيح فى نبات الطماطم.

طبيعة النمو

تقسم أصناف الطماطم — حسب طبيعة نموها growth habit — إلى قسمين: محدودة النمو determinate، وغير محدودة النمو indeterminate؛ وذلك حسب طريقة نمو ساق النبات، وطبيعة تكوين النبات للعناقيد الزهرية؛ ففى الأصناف المحدودة النمو (والتى يطلق عليها أيضًا اسم ذاتية التقليم self pruning).. تظهر النورات على ساق النبات بمعدل نورة كل ورقة، أو ورقتين. وبعد فترة من النمو تتكون نورة طرفية، ويكمل النبات نموه من التفرعات الجانبية التى تتكون عليها نورات بنفس الطريقة. ونتيجة لذلك.. ينتج النبات عددًا كبيرًا — نسبيًّا — من النورات لكل طول معين من الساق، كما تنضج ثماره فى فترة وجيزة بالمقارنة بالأصناف غير المحدودة النمو. ففى الأخيرة.. تظهر النورات على الساق بمعدل نورة لكل ثلاث أوراق، وتستمر الساق فى النمو ما دامت الظروف البيئية مناسبة.

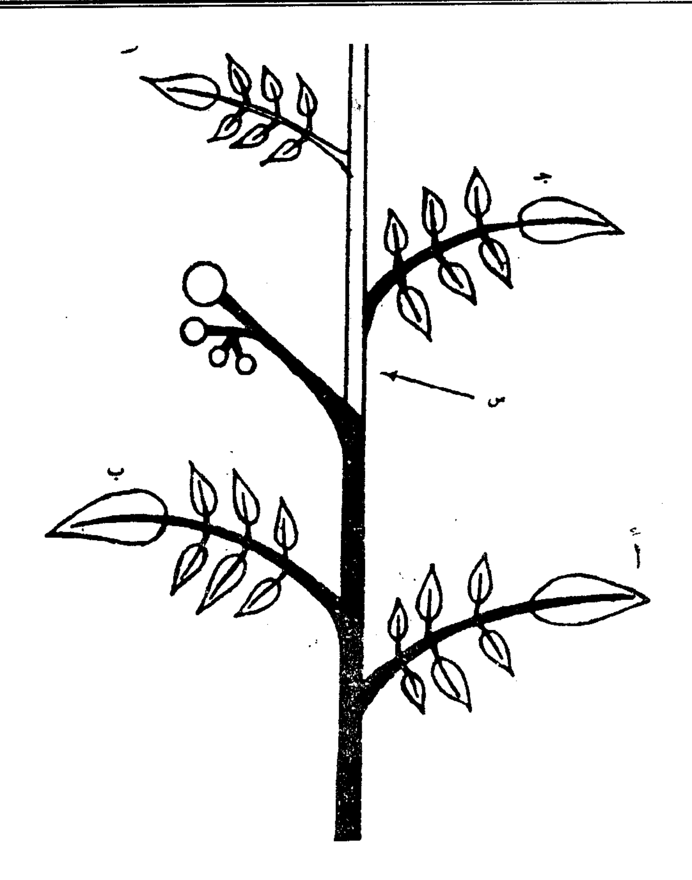
ويعطى نبات الطماطم — عادة — سبع أوراق على الأقل قبل أن يبدأ فى إعطاء أول عنقود زهرى. ولا تختلف الطماطم القزمية Dwarf عن الطبيعية النمو إلا فى قصر سلامياتها كثيرًا مما فى الأصناف العادية.

نورة الطماطم، وطريقة تكوينها

يطلق على نورة inflorescene الطماطم اسم عنقود زهرى Flower chuster، أو truss. وهى تُعد — من الناحية النباتية — نورة محدودة وحيدة الشعبة monochasial cyme برغم أنها تبدو كنورة غير محدودة عنقودية بسيطة simple raceme.

تنشأ نورة الطماطم — دائمًا — من القمة النباتية، وذلك بعد أن تتكون منها (أى من القمة النامية) عدة مبادئ أوراق. وعند تكون النورة يتغير شكل القمة الميرستمية، فتميل إلى الاستطالة، وتزيد فى القطر، وبذلك تتحول من الحالة الخضرية إلى الحالة الزهرية، وتنتج عنقودًا من البراعم الزهرية، يعطى — فيما بعد — أول عنقود زهرى. وبعد تحول القمة النامية إلى عنقود زهرى بهذه الطريقة.. يكمل النبات نموه الخضرى من النسيج الميرستيمى secondary dome الموجود فى إبط آخر مبادئ الأوراق التى سبق تكوينها. وتتكون مبادئ الأوراق الجديدة من هذه القمة الثانوية — التى تأخذ وضع النمو الطرفى — قبل أن تتميز مرة أخرى، معطية ثانى العناقيد الزهرية، ثم يعقب ذلك تكوين قمة نامية خضرية جديدة ... وهكذا يستمر نبات الطماطم فى نموه، معطيًا سلسلة متعاقبة من النمو الخضرى الجانبى. وتعرف هذه الطريقة من النمو باسم النمو الكاذب المحور Sympodial Growth. ويلاحظ أن آخر الأوراق المتكونة — قبل تكون العنقود الزهرى — تنمو لأعلى على محورها؛ فتبدو بذلك فى وضع أعلى من العنقود الزهرى الذى يُدفع جانبًا أثناء نمو الفرع الجديد من القمة النامية الجديدة؛ وبذلك يبدو النمو الخضرى كما لو كان مستمرًا من القمة النامية للنبات، وتبدو العناقيد الزهرية كما لو كانت محمولة جانبيًا على السلاميات. ويوضح شكل (٧-١) طبيعة هذا النمو.

ويلاحظ فى الشكل أن الأوراق أ، ب، ج تنشأ قبل تكون الأزهار، إلا أن الورقة (ج) تُحمل إلى أعلى محورها (س)، دافعة العنقود إلى أحد الجوانب. أما الورقة (د) .. فإنها ستكون أول ورقة نشأت من النمو الجانبى (Calvert ١٩٧٣). ولمزيد من التفاصيل عن النمو الكاذب المحور لنبات الطماطم.. يراجع Atherton & Harris (١٩٨٦).

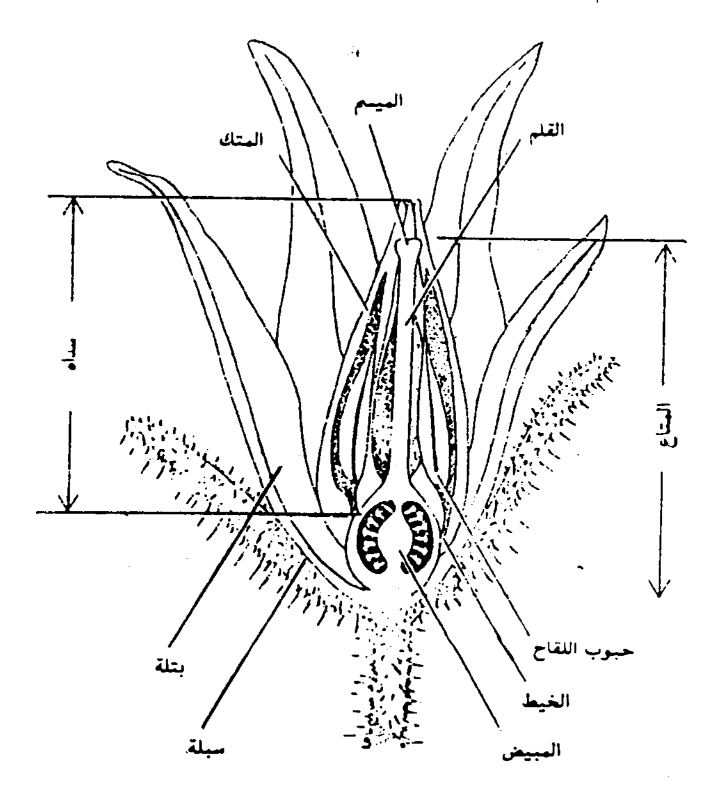


شكل (٧-١): طبيعة النمو الكاذب المحور Sympodial Growth فى الطماطم

الأزهار

تتكون زهرة الطماطم من ٥-١٠ سبلات منفصلة، تبقى خضراء حتى تنضج الثمرة، وتزداد معها فى الحجم. ويتكون التويج من خمس بتلات أو أكثر، تكون ملتحمة فى البداية، وتكوِّن أنبوبة قصيرة حول الطلع والمتاع، ثم تتفتح البتلات، ويظهر الطلع المتكون من خمسة أسدية أو أكثر، فوق بتلية تكون خيوطها قصيرة، ومتوكها طويلة ملتحمة، ومكونة لمخروط سدائى anthredial cone يحيط بالمتاع. يتكون المتاع من مبيض عديد المساكن، ويكون القلم طويلاً ورفيعًا يصل إلى قمة المخروط السدائى، وقد يبرز خارجه

بمقدار يصل فى بعض الأصناف — تحت ظروف خاصة — إلى مسافة ٣ مم. ينتهى القلم بميسم بسيط، أو منتفخ قليلاً. وتتكون البراعم الزهرية بالتوالى على العنقود الزهرى الواحد، ويكون أحدثها فى قمة العنقود. وكثيرًا ما يشاهد العنقود الواحد وبه براعم زهرية، وأزهار متفتحة، وأزهار عاقدة، وثمار صغيرة فى آن واحد، ويبين شكل (٧-٢) تخطيطًا لزهرة الطماطم.



شكل (٧-٢): تركيب زهرة الطماطم (عن **Rick** ١٩٧٨).

تتفتح زهرة الطماطم فى حوالى السادسة أو السابعة صباحًا، وتكون حبوب اللقاح جاهزة للتلقيح بين السابعة والحادية عشرة صباحًا حسب درجة الحرارة والرطوبة النسبية وإشراق الشمس (Sood & Saimi ١٩٧١، و Kalloo ١٩٩٣).

التلقيح الطبيعى

تتلقح الطماطم ذاتيًّا فى الطبيعة، ويساعد على ذلك وجود الميسم داخل المخروط السدائى الذى يعمل على ضمان وصول حبوب اللقاح إلى ميسم نفس الزهرة بعد تفتح المتوك، إلا أنه قد تحدث — أحيانًا — نسبة من التلقيح الخلطى، وتبلغ هذه النسبة ١٪ تحت ظروف ولاية كاليفورنيا (Tanksley & Jones ١٩٨١)، ونادرًا ما تزيد نسبة التلقيح الخلطى على ٥٪ باستثناء المناطق الاستوائية؛ حيث تصل النسبة فيها إلى ١٥٪ — ٢٥٪ (Purseglove ١٩٧٤). وقد تراوحت نسبة التلقيح الخلطى بين ٤١٪، و٥١٪ فى بيرو، وتباينت كثيرًا فى المكسيك (Warnock ١٩٩٢).

تخلو زهرة الطماطم من الرحيق، وإذا زارتها الحشرات.. فإن ذلك يكون بغرض جمع حبوب اللقاح. وتعتبر الحشرات مسئولة عن التلقيح أيا كانت نسبته. ومن أهم الحشرات فى هذا الشأن: نحل العسل، والنحل الطنان (McGregor ١٩٧٦).

ومن أهم الظروف التى تؤدى إلى زيادة التلقيح الخلطى فى الطماطم، ما يلى:

١- زيادة نشاط الحشرات كما هى فى المناطق الاستوائية.

٢- بروز الميسم من المخروط السدائى، وهى الظاهرة المعروفة باسم stigma exertion. وتتوقف حدتها — أى مدى بروز الميسم من المخروط السدائى — على السلالة، والصنف، والظروف الجوية. فهى تحدث طبيعيًّا فى بعض السلالات والأنواع كما فى *S. habrochaites*، و *S. chilense*، و *S. peruvianum*؛ حيث تزيد الظاهرة من فرصة التلقيح الخلطى، خاصة عند زيادة النشاط الحشرى. وبالرغم من أن معظم الأصناف التجارية الحديثة من الطماطم ذات أقلام زهرية قصيرة، إلا أن ميسم الزهرة لبعضها يكون فى مستوى قمة المخروط السدائى. وتسمح هذه الحالة بعقد الثمار، ولكنها تزيد — أيضًا — من فرصة التلقيح الخلطى. وتعمل بعض الظروف البيئية — مثل: ارتفاع درجة الحرارة، أو قِصَر فترة الإضاءة مع انخفاض شدة الضوء — على بروز الميسم قليلاً من المخروط السدائى فى الأصناف التجارية، ويؤدى ذلك إلى انخفاض نسبة العقد بدرجة كبيرة، مع احتمال حدوث بعض التلقيح الخلطى إذا توفرت حشرات ملقحة من حقول الطماطم المجاورة.

تبقى حبوب اللقاح محتفظة بحيويتها لمدة ٢-٤ أيام.

هذا .. وتكون المياسم مستعدة للتلقيح قبل تفتح الزهرة بيوم أو يومين إلى ما بعد تفتحها بأربعة أيام إلى ثمانية أيام فى الحرارة المثلى التى تتراوح بين ١٨، و ٢٥ °م. وتصل حبوب اللقاح إلى المياسم عند تفتح المتوك طوليًا من الداخل (Hawthorn & Pollard ١٩٥٤، و George ١٩٨٥).

وقد وجد أن ميسم زهرة الطماطم يتلقى نحو ٥٠٠٠-١٠٠٠٠ حبة لقاح، وأن الثمرة العاقدة تحتوى على حوالى ٩٠ بذرة؛ بما يعنى أن نحو ٢٪ من حبوب اللقاح التى تصل إلى ميسم الزهرة تُشارك فى الإخصاب (عن Scott ٢٠٠٨).

وفى دراسة أجريت على ثلاث سلالات من الطماطم، هى: Ex-3 وفيها الميسم يبرز خارج المخروط السدائى بنحو ٣ مم، و In A-3.5 وفيها الميسم يقع داخل المخروط السدائى ولكن فى الجزء العقيم منه، و InA-5.5 وفيها القلم قصير ويقع الميسم تحت مستوى الجزء العقيم من المخروط السدائى بنحو ٣ مم.. كانت البذور بالثمرة، كما يلى:

السلالة	البذور بالثمرة كنسبة مئوية من: عدد حبوب اللقاح / زهرة	عدد حبوب اللقاح المنتثرة / زهرة	عدد حبوب اللقاح/ ميسم
Ex-3	٠,٠٧	٠,١٠	٤١,٠
InA-3.5	٠,٠٦	٠,٠٩	٤٥,٠
InA-5.5	٠,٠٥	٠,٠٩	٤٤,٠
المتوسط	٠,٠٦	٠,١٠	٤٣,٣

علمًا بأن عدد حبوب اللقاح/زهرة كانت ١٧١٨٩٠، و٢٠٦١٠٢، و١٦٥٩٠٠ حبة لقاح فى السلالات الثلاث، على التوالى (Scott ٢٠٠٨).

ونظرًا للانخفاض الشديد فى نسبة التلقيح الخلطى الطبيعى فى حقول الطماطم التجارية، وهو الذى قُدِّر فى كاليفورنيا بأقل من ١٪، فإنه يكفى لعزل حقول إنتاج البذور

مجرد ترك مصطبة خالية (١,٦٥ م) بين الحقول المتجاورة. وتدل كل الشواهد على أن نسبة النباتات التى يتم استبعادها فى حقول إنتاج بذور الأساس – بسبب مخالفتها لصفات الصنف جراء التلقيح الخلطى – تكون دائمًا أقل من ١٪ (Groenewegen وآخرون ١٩٩٤).

التلقيح اليدوى فى برامج التربية

من الطبيعى أن يكون إجراء التلقيح اليدوى عند تفتح الزهرة أكثر نجاحًا مما لو أجرى قبل ذلك، إلا أن هذا التوقيت يزيد كثيرًا من نسبة التلقيح الذاتى (Sood & Saimi ١٩٧١)؛ لذا.. فإن التلقيح اليدوى يجرى – دائمًا – قبل تفتح الزهرة ؛ أى وهى مازالت فى طور النمو البرعمى. وأنسب وقت من اليوم لإجراء عملية التلقيح هو ما بين الساعة الحادية عشرة والنصف صباحًا، والساعة الثانية بعد الظهر (عن Scott & George ١٩٨٠).

وتجرى عملية التلقيح اليدوى كما يلى:

١- تُختار الأزهار التى يُرغب فى تلقيحها قبل تفتحها بيوم أو بيومين. لا يظهر من البرعم الزهرى – حينئذ – سوى الكأس التى تكون محيطة بالتويج، الذى يكون بدوره ملتحمًا ومحيطًا إحاطة تامة بأعضاء الزهرة الجنسية. تُزال إحدى السبلات برفق بملقط ذى أطراف مدببة، ثم يدفع سن الملقط برفق من أحد جوانب البرعم خلال التويج الملتحم، ويستمر الدفع إلى أن يخترق سن الملقط المخروط السدائى كذلك، ثم يُجذب التويج والمخروط السدائى معًا إلى أعلى بواسطة الملقط. يراعى الحرص الشديد عند إجراء هذه الخطوة – التى تعرف بعملية الخصى emasculation – حتى لا يحدث أى ضرر لمتاع الزهرة.

٢- تُختار زهرة متفتحة من النبات الذى يراد استخدامه كأَب للتلقيح؛ حيث تقطف بعنقها. يفتح المخروط السدائى بإمرار سن الملقط طوليًا بين متكين، ثم تفرد المتوك – وهى مازالت متصلة ببقية أجزاء الزهرة – على ظفر إبهام اليد اليسرى، ويطرق عليها برفق بسبابة اليد اليمنى؛ فتسقط حبوب اللقاح على ظفر الإبهام.

٣-تُستخدم حبوب اللقاح المتجمعة فى تلقيح الأزهار المخصية؛ بإمرار مياسمها برفق على ظفر الإبهام، الذى تجمعت عليه حبوب اللقاح.

٤-يُراعى تعقيم الملقط وأطراف الأصابع؛ بغمسها فى الكحول قبل البدء فى تلقيح جديد يختلف عن سابقه فى أى من الأبوين.

٥- لا توجد ضرورة لحماية الأزهار الملقحة من حبوب اللقاح الغريبة إذا أجرى التلقيح داخل البيوت المحمية. أما إذا أجرى التلقيح فى الحقول المكشوفة.. فإنه تفضل حماية الأزهار الملقحة من التلوث بحبوب لقاح غريبة بإحدى ثلاث طرق:

أ- بلف قطعة صغيرة من القطن حول الزهرة الملقحة.

ب-بإحاطة الزهرة الملقحة بكبسولة جيلاتينية ذات حجم مناسب (عن McArdle & Bouwkamp ١٩٨٠)؛ حيث تُدفع الزهرة فى أحد نصفى الكبسولة، ثم يغلق عليها بالنصف الآخر بعد عمل فتحة صغيرة فيه تكفى — فقط — لمرور عنق الزهرة من خلاله.

ج-باستعمال الكبسولات الجيلاتينية مع القطن — وهى أسهل وأسرع من سابقتها — حيث تلف قطعة صغيرة من القطن حول الزهرة الملقحة، ثم تُبل بالماء، وتحاط بأحد نصفى كبسولة ذات حجم مناسب بحيث تلامس الكبسولة قطعة القطن المبللة، الأمر الذى يؤدى إلى التصاقهما معًا. وعند التأكد من نجاح التلقيح.. يمكن التخلص من الكبسولة — بسهولة — ببل قطعة القطن بالماء مرة أخرى، ثم جذب الكبسولة. ولهذه الطريقة ميزة أخرى، وهى أنه يمكن بل قطعة القطن بأحد منظمات النمو المناسبة؛ للمساعدة على نجاح التلقيح، ومنع سقوط الأزهار. وقد أدى اتباع طريقة الكبسولات الجيلاتينية هذه إلى زيادة نسبة نجاح التلقيحات فى الطماطم، والفلفل، والفاصوليا، والخيار، مع استعمال كبسولات بأحجام تتناسب مع حجم الزهرة الملقحة فى كل محصول منها (McArdle & Bouwkamp ١٩٨٠).

٦- يعرف نجاح التلقيح بنمو المبيض قليلاً فى الحجم فى غضون ٢-٤ أيام من التلقيح.

وقد وُجد أن تأخير تلقيح أزهار الطماطم لمدة ٢٤-٣٠ ساعة بعد خصيها أدى إلى زيادة محصول البذرة الهجين بمقدار حوالى ١٠٪ فى هجينين من الطماطم، مقارنة بمحصول

البذور عند إجراء التلقيح بعد الخصى مباشرة، كما كانت البذور المنتجة أكبر حجمًا عند تأخير التلقيح. هذا وقد استُعمل فى التلقيحات مخلوط من حبوب اللقاح جُمعت فى اليوم السابق لعملية التلقيح (Jankulovski وآخرون ١٩٩٧).

يؤدى التلقيح الناجح للأزهار إلى زيادة المبايض فى الحجم فى خلال ٤–٥ أيام. وتتراوح نسبة نجاح التلقيح – عادة – بين ٥٠٪، و ٧٠٪ حسب ظروف النمو، ولكن النسبة قد تصل إلى ١٠٠٪ مع ذوى الخبرة عند إجرائهم للتلقيحات فى الظروف المناسبة للعقد. وعادة.. تكون نسبة عقد الأزهار القاعدية فى العنقود الزهرى أعلى مما الأزهار الطرفية.. ولذا.. يُوصى بتلقيح الثلاث أو الأربع أزهار القاعدية – فقط – من كل زهرة، مع قطع الأزهار المتبقية لتوفير الغذاء للأزهار الملقحة. هذا.. وأفضل الظروف لنجاح العقد هى حرارة ٢٢–٢٨°م ورطوبة نسبية ٧٠٪–٨٠٪ (Gupta ٢٠٠٠).

تداول حبوب اللقاح

جمع حبوب اللقاح

يتطلب الأمر أحيانًا جمع حبوب اللقاح بكميات كبيرة؛ كما هى الحال عند إنتاج الهجن التجارية، أو عند استخدام صنف أو سلالة معينة فى تلقيح عدد كبير من الأصناف؛ ففى حالات كهذه.. تجمع حبوب اللقاح من الصنف أو السلالة المستخدمة كأب باستعمال جهاز خاص – يعمل ببطارية – يسمى هزاز vibrator ، يهتز فيه قضيب معدنى بترددٍ عال لدى تشغيل الجهاز. ويؤدى لمس عنق الزهرة بطرف القضيب – أثناء تشغيل الجهاز – إلى سقوط حبوب اللقاح من الزهرة. وتجمع حبوب اللقاح – آنذاك – فى كبسولة جيلاتينية. تغطى الكبسولة بمجرد الانتهاء من جمع الكمية المطلوبة من حبوب اللقاح، ثم تثبت الكبسولات الممتلئة بحبوب اللقاح فى فتحات مناسبة تصنع لهذا الغرض فى قطعة من الاستيروفوم، لكى يسهل تداولها. تُجرى التلقيحات بسهولة – بعد ذلك – بغمس ميسم الزهرة المخصية فى الكبسولة المحتوية على حبوب اللقاح، ثم هزها برفق لإسقاط حبوب اللقاح الزائدة. ويعطى Villareal & Lai (١٩٧٨) طريقة تصنيع

الهزاز (الذى يسمى أيضًا جامع حبوب اللقاح pollen grain collector) من الخامات البسيطة.

ويفضل لجمع حبوب اللقاح بكميات كبيرة قطف الأزهار المذكرة المتفتحة فى الصباح الباكر، وتُفصل مخاريطها السدائية فى المختبر، حيث تجمع فى كيس رقيق من السوليفان، وتجفف تحت لمبة ١٠٠ وات توضع على ارتفاع ٣٠ سم فوق الكيس لمدة ٢٤ ساعة؛ حيث تكون الحرارة حوالى ٣٠°م. وبعد التجفيف تُوضع المخاريط السدائية فى فنجان بلاستيكى، ويغطى الفنجان بغربال ذى فتحات دقيقة، ثم يُحكم عليه الإغلاق بفنجان آخر يُستعمل كغطاء. يُرج الفنجان المغطى بقوة؛ مما يؤدى إلى خروج حبوب اللقاح من المتوك، حيث تُجمع فى الفنجان المستعمل كغطاء. ويلى ذلك تغطية الفنجان المحتوى على حبوب اللقاح بالبارفين، ويُوضع فى مجفف يحتوى على سيليكاجل، ويُحفظ فى مجمدة على -١٢°م (Gupta ٢٠٠٠).

تخزين حبوب اللقاح

أمكن تخزين حبوب لقاح الطماطم — مع حفظ حيويتها بشكل جيد — لمدة ثلاثة أسابيع؛ بوضعها داخل كبسولات جيلاتينية فى الثلاجة، مع الحذر من وصول الرطوبة إليها (Angell & Robbins ١٩٦٨).

وفى دراسة خزنت فيها حبوب لقاح الطماطم فى درجات حرارة صفر، أو ١٠°، أو ٢٠°م، وفى رطوبة نسبية منخفضة (على كلوريد الكالسيوم)، أو مرتفعة (فى الجو العادى).. وجد أن فترة احتفاظ حبوب اللقاح بحيويتها تزداد مع انخفاض كل من درجة الحرارة والرطوبة النسبية. ففى هذه الظروف.. احتفظت حبوب اللقاح بحيويتها بصورة جيدة لمدة ستة شهور. ويمكن زيادة فترة التخزين بجمع حبوب اللقاح فى الأوقات التى تسود فيها حرارة معتدلة، ورطوبة نسبية منخفضة. وقد نجحت حبوب اللقاح المخزنة لمدة سنة فى إحداث عقد بثمار سلالات طماطم عقيمة الذكر، إلا أنها كانت بكرية (McGuire ١٩٥٢).

هذا.. ويمكن لحبوب لقاح الطماطم أن تحتفظ بحيويتها كاملة لمدة لا تقل عن ١٢ شهرًا فى حرارة -٣٠ ْم وهى جافة، إلاّ أن حيويتها تتدهور جوهريًّا إذا زادت فترة التخزين تحت تلك الظروف عن ٢٤ شهرًا، ويكون ذلك مصاحبًا بتدهور فى قدرة حبوب اللقاح على تمثيل البولى أمينات polyamines لدى إعادة ترطيبها؛ حيث تفقد قدرتها على تحفيز نشاط الإنزيمين arginine decarboxylase، و S-adenosylmethionine decarboxylase، كما تفقد قدرتها على تمثيل البروتين (Song & Tachibana ٢٠٠٧).

كذلك وجد أن حبوب لقاح الطماطم يمكن تخزينها فى النيتروجين السائل على -١٩٦ ْم لمدة ٢٢ شهرًا على الأقل، دون أن تفقد حيويتها، شريطة تعديل محتواها الرطوبى قبل بدء التخزين إلى ما بين ٦,٥٪، و ٩,٥٪، وإعادة ترطيبها بعد انتهاء التخزين (Karipidis وآخرون ٢٠٠٧).

اختبار حيوية حبوب اللقاح

تختبر حيوية حبوب اللقاح ومدى قدرتها على إخصاب البويضات فى التهجينات بثلاث طرق رئيسية، هى كما يلى:

١- بإجراء التلقيحات فى أزهار مخصية، ثم تقدير عدد أنابيب اللقاح النابتة فى قلم الزهرة، أو بتقدير عدد البذور التى تعقد فى الثمار الناضجة المتكونة. يعيب تلك الطريقة احتياجها لوقت طويل لإجرائها. فضلاً عن أن عقد البذور قد يتأثر بعوامل أخرى عديدة.

٢- استنبات حبوب اللقاح فى بيئات صناعية، وتقدير نسبة الإنبات ونمو الأنابيب اللقاحية. تتطلب هذه الطريقة وقتًا أقل كثيرًا مما تتطلبه الطريقة الأولى، إلا أن قيمتها الفعلية فى التنبؤ بأداء حبوب اللقاح يتوقف على الاختيار المناسب لبيئة الاستنبات ودرجة الحرارة.

استخدم Al-Ahmadi (١٩٧٧) - لاختبار إنبات حبوب لقاح الطماطم - بيئة صناعية تحتوى على ٥٪ سكروزًا فى محلول مائى من حامض البوريك بتركيز ١٠٠ جزء فى المليون، وتتلخص خطوات تقدير نسبة الإنبات فيما يلى:

أ- توضع قطرة من البيئة المجهزة لهذا الغرض فى منخفض بعمق ٠,٨ مم فى شريحة زجاجية خاصة.

ب- تستعمل إبرة تشريح فى نقل حبوب اللقاح إلى البيئة. يحتفظ بحبوب اللقاح على طرف الإبرة التى تطرق بلطف فوق قطرة البيئة. يجب الحذر عند إجراء ذلك؛ نظرًا لأن حبوب اللقاح التى تتجمع معًا تتحرك بسرعة نحو حافة البيئة.

ج-توضع الشرائح بعد ذلك داخل أكياس بلاستيكية. مع إبقاء الرطوبة النسبية مرتفعة بداخلها باستعمال ورق ترشيح مبلل تكون أطرافه مغمورة فى الماء.

د- تقدر نسبة الإنبات بعد ذلك بتسجيل عدد حبوب اللقاح التى باشرت فى الإنبات، والعدد الكلى لحبوب اللقاح فى حقلين منفصلين تحت الميكروسكوب (الـ binocular). وقد اعتبر الباحث أن حبوب اللقاح نابتة عندما زاد طول الأنبوبة اللقاحية فيها على ٠,٠٧مم، واستخدم ميكرومتر عينى ocular micrometer لقياس أطوالها. هذا .. ويمكن استخدام البيئات الصلبة لتحقيق نفس الهدف. ولمزيد من التفاصيل فى هذا الشأن.. يراجع Gentile & Santner (١٩٧١).

وقد كانت أفضل البيئات نصف الصلبة لاختبار إنبات حبوب لقاح الطماطم تحتوى على ١٠٪ (وزن/حجم) سكروز، و١٥,١٪ (وزن/حجم) بوليثيلين جليكول ٦٠٠٠، و١,٥٪ (حجم/وزن) آجار، مع إمكان تزويدها بأى من الكورستين quercetin بمعدل ٥ مجم/لتر، أو الميريستين myricetin بمعدل ٥ مجم/ لتر (Karapanos وآخرون ٢٠٠٦).

٣- الاختبارات الهستولوجية لحبوب اللقاح:

تعتمد الاختبارات الهستولوجية إما على قدرة النواة الخضرية بحبة اللقاح على أن تُصبغ فيها مكونات معينة بصبغات خاصة. وإما على نشاط إنزيمات معينة.

وقد استخدم المركب iodine-potassium iodide فى صبغ النشا، والـ aniline blue فى صبغ النشا وعديدات التسكر الأخرى. والـ phyloxin-methyl green فى صبغ الجدر الخلوية، والـ safranin، والـ acetocarmine فى صبغ الكروماتين والرنا.

أما النشاط الإنزيمى فإنه يتضمن — غالبًا — اختزال مجموعة التترازوليم tetrazolium لإعطاء الفورمازانات formazans الملونة غير الذائبة، والتحلل المائى للـ fluorescin diacetate لإنتاج الـ fluorescin (عن Abdul-Baki ١٩٩٢).

تعتبر طرق اختبار حيوية حبوب اللقاح التى تعتمد على الإنبات الفعلى لهذه الحبوب — كالطريقة التى سبق شرحها — من أفضل الطرق التى تتبع فى هذا الشأن، وتعد وسطًا بين الاختبار الفعلى لحبوب اللقاح باستخدامها فى تلقيح الأزهار، والاختبارات السريعة التى تعتمد على الأصباغ الحيوية vital staining. فمن ناحية.. يتطلب اختبار التلقيح وقتًا طويلاً وجهدًا كبيرًا، فضلاً على أنه لا يعطى نتائج دقيقة عن نسبة حبوب اللقاح التى تحتفظ بحيويتها فى العينة المختبرة. ومن ناحية أخرى.. فإن طريقة الصبغ تعطى — غالبًا — نتائج مبالغًا فيها عن الحيوية الحقيقية لحبوب اللقاح.

تعد صبغتا الأسيتوكارمن acetocarmine، وأزرق القطن cotton blue أكثر الصبغات التقليدية التى استخدمت لاختبار حيوية حبوب لقاح الطماطم. وتسمح هاتان الصبغتان بالتمييز الواضح بين حبوب اللقاح التى تحتوى على سيتوبلازم وتلك التى تخلو منه. هذا.. إلا أن حبوب اللقاح التى تحتوى على سيتوبلازم لا تكون بالضرورة كاملة الحيوية، كما تؤكد ذلك اختبارات الإنبات فى البيئات الصناعية.

ج- اختبار الصبغ بالـ Fluoroscein Diacetate:

تتميز هذه الطريقة عن الطرق السابقة بأنها لا تعتمد على وجود أو غياب السيتوبلازم؛ لأن وجوده لا يعنى بالضرورة أن حبة اللقاح كاملة الخصوبة، كما يتضح من اختبارات الإنبات فى البيئات الصناعية، وتعتمد هذه الطريقة على مدى سلامة الغشاء البلازمى الخارجى Plasmalemma، حيث تسمح الأغشية غير السليمة بدخول صبغة الـ Fluoroscein Diacetate، لتتحلل إلى Fluoroscein فى السيتوبلازم، وتتراكم — داخليًا — مما يسمح برؤيتها لقدرتها على الاستشعاع. وقد استخدمت هذه الطريقة بنجاح فى اختبار حيوية أكثر من ٣٠ نوعًا نباتيًا، منها البصل، والطماطم.

تتميز الطريقة ببساطتها، ففى الطماطم.. أُذيب ٢ مجم من الصبغة فى ١٠٠ مل أسيتون، ثم خلطت نقطة من محلول الصبغة مع نقطة من محلول ٠,٥ مولار سكروز على شريحة مجهرية، ثم أضيفت إليها حبوب اللقاح. ويفضل ترك نقطة محلول الصبغة لمدة دقيقة واحدة؛ لكى يتبخر الأسيتون قبل إضافة محلول السكروز، أو معلق حبوب اللقاح فى محلول السكروز (Peterson & Taber ١٩٨٧).

وعادة .. لا تتطلب الاختبارات الهستولوجية لحبوب اللقاح سوى ٢٠–٣٠ دقيقة، إلاّ أن مادة الصبغ كثيرًا ما تؤثر سلبيًا على حبوب اللقاح؛ الأمر الذى أمكن تجنبه فى الطريقة التالية.

د– توصل Abdul-Baki (١٩٩٢) إلى طريقة لتقدير حيوية حبوب اللقاح جمع فيها بين اختبارى الاستنبات فى بيئة صناعية والصبغ بالـ fluorescin diacetate (اختصارًا: FDA) وكانت كما يلى:

استنبت حبوب لقاح الطماطم فى بيئة تتكون من:

0.29 M sucrose

1.27 mM Ca $(NO_3)_2$

0.16 mM H_3BO_3

1 mM KNO_3

وبعد ضبط الـ pH عند ٥,٢ أضيفت صبغة FDA بتركيز ٠,٠٠١٪. وبهذه الطريقة أمكن تقدير حيوية حبوب اللقاح فى خلال ٣٠ دقيقة بحساب نسبة الحبوب الفلورية فى عينة منها. كما سمحت هذه الطريقة بتقدير نسبة الإنبات فى البيئة ونمو الأنابيب اللقاحية فى خلال ساعة ونصف الساعة، ولم تكن لبيئة الاستنبات أو للصبغة المستعملة أى تأثيرات ضارة على حيوية حبوب اللقاح أو نمو الأنابيب اللقاحية. وقد وجد ارتباط عالٍ بين نسبة حبوب اللقاح الفلورية ونسبة الإنبات الكلى لحبوب اللقاح؛ بما يعنى أن استشعاع حبوب اللقاح يعد دليلاً جيدًا على حيويتها.

تقييم النباتات فى الأجيال الانعزالية لبرامج التربية

يتطلب الأمر فحص النباتات المنتخبة فحصًا دقيقًا فى الأجيال الانعزالية لبرامج التربية. وتعتمد الصفات المدروسة على الهدف من البرنامج، والتى منها – كما يجرى فى جامعة كاليفورنيا بديفز – ما يلى:

١– صلابة الثمار: تقدر الصلابة بطريقة وصفية على مقياس وصفى؛ حيث يُضغط على الثمار الناضجة الملونة باليد لمعرفة مدى مقاومتها للتفلق، وتعطى قيمًا عالية للصلابة العالية.

٢– طبيعة النمو: يرمز إلى صفة النمو غير المحدود بالرمز (+)، وصفة النمو المحدود بالرمز (sp).

٣– المساحة التى يشغلها النبات: تقدر المساحة التى يشغلها النبات الواحد وقت الحصاد.

٤– مدى تغطية النموات الخضرية للثمار: ويعد ذلك دليلاً على مدى حماية الثمار من الإصابة بلفحة الشمس. وتُعطى النباتات – التى تتعرض ثمارها للشمس بدرجة كبيرة – قيمًا منخفضة.

٥– طراز الأوراق: تعطى الأوراق الكبيرة أرقامًا عالية، ويرمز إلى الأوراق الملتفة بالرمز (W) مع العلامة (+)، أو (–) حسب شدة الالتفاف.

٦– لون الأوراق: تقدر شدة اللون الأخضر قبل الحصاد مباشرة على مقياس وصفى من ١–١٠، يأخذ فيه اللون الأقتم قيمًا أعلى.

٧– المحصول: يُقدر المحصول الكلى على مقياس وصفى من ١–١٠ فى نهاية الموسم، يأخذ فيه المحصول المرتفع قيمًا أعلى؛ علمًا بأنه تزرع من كل عائلة أو سلالة ثلاث مكررات، تتكون كل منها من ١٠ نباتات.

٨– تركيز عقد الثمار: يقدر ذلك على مقياس وصفى من ١–١٠، يُعْطَى فيه العقدُ المركز – الذى تنضج فيه الثمار فى وقت واحد – القيم العالية.

٩- موعد النضج: يقدر موعد النضج على مقياس وصفى تأخذ فيه الأصناف القياسية القيمة ٥، بينما تأخذ السلالات المتأخرة عنها قيمًا أقل.

١٠- لون الثمار غير الناضجة: يعنى بذلك مدى دكنة اللون الأخضر فى الثمار المكتملة النمو غير الناضجة؛ حيث يُقيم اللون فى طرف الثمرة الزهرى على مقياس وصفى تعطى فيه ثمار الصنف القياسى القيمة ٥، بينما تأخذ الثمار الأفتح لونًا منها قيمًا أقل.

١١- تجانس اللون الأخضر فى الثمار غير الناضجة: يُعطى النبات أو السلالة إما الحرف (u) للنضج الثمرى المتجانس uniform ripening، وإما العلامة (+) فى حالة وجود أكتاف خضراء green shoulders بالثمرة.

١٢- اتصال العنق بالثمرة stemness تسجل نسبة الثمار التى تبقى متصلة بعنق الثمرة بعد الحصاد اليدوى. يؤخذ لذلك متوسط عينتين، بكل منهما ٢٠ ثمرة.

١٣- نسبة طول الثمرة L أو (عمقها) إلى عرضها W (أو L/W): ويحسب ذلك فى عينة من ٢٠ ثمرة. تعتبر هذه النسبة دليلاً على شكل الثمرة كما يلى:

أ- تأخذ الثمار المنضغطة oblate قيمًا أقل من الواحد الصحيح.

ب- تأخذ الثمار الكروية والمكعبة الدائرية square round قيمًا قريبة من الواحد الصحيح.

ج-تأخذ الثمار الكمثرية والمستطيلة elongated قيمًا أعلى من الواحد الصحيح.

١٤- سمك جدار الثمرة: يُحسب لذلك متوسط سمك الجدار الثمرى الخارجى pericarp فى عينة من ٢٠ ثمرة.

يؤخذ قياس سمك الجدار مرتين لكل ثمرة فى موضعين مختلفين، مع تجنب القياس مقابل الجدر الفاصلة بين المساكن.

١٥- عمق (D)، وعرض (W)، ومساحة (D × W) قلب core الثمرة، وهو النسيج الأبيض اللون، الذى يظهر كامتداد لعنق الثمرة عند قطع الثمرة طوليًا. وتحسب المساحة فى عينة من ٢٠ ثمرة.

١٦- قطر أثر scar عنق الثمرة ونسبته إلى قطر الثمرة: يحسب متوسط قطر الأثر (وهو موضع اتصال العنق بالثمرة والنسيج الفليني المحيط به) فى عينة من ٢٠ ثمرة، مع تسجيل قطر الأثر فى موضعين مختلفين لكل ثمرة. وعندما يكون الأثر غير منتظم الشكل.. يسجل القطر عند أكبر وأصغر موضعين.

١٧- عرض النسيج الفلينى المحيط بأثر العنق ونسبته إلى قطر الأثر كله (مكان العنق مضافًا إليه النسيج الفلينى المحيط به). يقدر عرض النسيج الفلينى فى موضعين مختلفين، مع أخذ البيانات على عينة من ٢٠ ثمرة.

١٨- كافة الصفات المرغوبة الأخرى، مثل المقاومة للأمراض، ونسبة المواد الصلبة الذائبة الكلية، والحموضة المعايرة، والـ pH ... إلخ.

المطفرات التى استخدمت مع الطماطم

استعملت فى إنتاج الطفرات فى الطماطم مُطفرات فيزيائية وأخرى كيميائية. وقد تضمنَّت المطفرات الفيزيائية: أشعة إكس، وأشعة جاما، والراديوم، والأشعة فوق البنفسجية، والنيترونات، وتضمنَّت المطفرات الكيميائية: الـ ethylmethane sulfonate، والـ methylmethane sulfonate، والـ ethylene imine، والـ diethyl sulfate، والـ nitroethyl urea (عن Kalloo ١٩٩٣).

إنتاج النباتات المتضاعفة ذاتيًّا

أُنتجت نباتات طماطم متضاعفة رباعيًّا tetraploids بنسبة ١١,١١٪ – وهى نسبة عالية – بعد تعريض نبتات مزارع القمة الميرستيمية للكولشيسين بتركيز ٨ مللى مول لمدة ٩٦ ساعة (Praca وآخرون ٢٠٠٩).



الفصل الثامن

إنتاج الأصناف الهجين

أُنتج أول صنف هجين من الطماطم فى عام ١٩٤٦، وكان بإسم Single Cross. أما الآن.. فباستثناء الأصناف "المتوارثة" heirloom، وبعض الأصناف المحسنة، فإن غالبية أصناف طماطم الاستهلاك الطازج هى من الهجن، كما يزداد — كذلك — أعداد الأصناف الهجين من طماطم التصنيع (Bai & Lindhout ٢٠٠٧).

تنتج بذور أغلب الهجن التجارية من الطماطم بواسطة التلقيح اليدوى، ولو أنه يمكن الاستفادة من عدد من الظواهر فى إنتاج بذور الهجن، دونما حاجة إلى عملية خصى الأزهار. ويتطلب إنتاج الصنف الهجين توفُر سلالتين على درجة عالية من التآلف، وهما اللتان يتم التوصل إليهما من خلال برنامج التربية، الذى يسبق الخطوات الفعلية لإنتاج البذور التجارية للصنف.

قوة الهجين

تُعد نظرية السيادة الفائقة overdominance إحدى النظريات غير المبرهنة التى تعتبر أن مجرد حالة الخلط الوراثى فى الهجن هى المسئولة عن قوة الهجن فيه. ولقد حُصِلَ على أول إثبات لتلك النظرية حينما وُجد أن مجرد الخلط الوراثى فى عامل وراثى واحد — هو SFT — الذى يتحكم فى صفة single flower truss (وهو المنشئ الوراثى لهرمون الإزهار فلورجن florigen) — يزيد المحصول بنسبة تصل إلى ٦٠٪. وتلك الزيادة فى المحصول التى ترجع إلى حالة السيادة الفائقة لوجود الجين SFT بحالة خليطة تحدث فى كل الخلفيات الوراثية والظروف البيئية. وتحدث تلك الزيادة بفعل مشاركة عدة صفات جراء تثبيط عملية توقف النمو التى يتحكم فيها الجين sp (وهو الجين: self pruning) الذى يُعد مضادًا للجين SFT (Krieger وآخرون ٢٠١٠).

وفى المقابل.. أمكن بالتربية الداخلية للهجن التوصل إلى سلالات انعزالية مرباة داخليًا تتفوق فى محصولها على الهجين الأصلى (Christakis & Fasoulas ٢٠٠١).

إجراءات إنتاج الهجن التجارية

خطوات إنتاج البذور

يراعى عند إنتاج بذور الأصناف الهجين ما يلى:

١- تخصص للسلالة المستخدمة كأم مساحة تعادل ثلاثة إلى خمسة أضعاف المساحة المخصصة للسلالة المستخدمة كأب.

٢- نظرًا لأنه توجد دائمًا احتمالات حدوث تلقيح ذاتى بطريق الخطأ.. فإنه يجب أن يستخدم كأم الصنف المحتوى على صفات المقاومة للأمراض والصفات الثمرية والمورفولوجية المميزة للصنف.

٣- تُنتج معظم بذور هجن الطماطم فى الحقول المكشوفة، لكن بعض الأصناف غير المحدودة النمو تنتج بذورها فى البيوت المحمية.

٤- لا تجب زيادة مساحة العزل بين سلالتى الأبوين على مترين؛ ففى ذلك الكفاية وقد تقل المسافة عن ذلك إذا أنتجت الهجن فى البيوت المحمية.

٥- تُزرع السلالة المستخدمة كأب قبل السلالة المستخدمة كأم بنحو ثلاثة أسابيع؛ لضمان توفر حبوب اللقاح اللازمة لتلقيح السلالة الأم عند إزهارها. ويُتخذ عدد الأيام من الزراعة إلى الإزهار مقياسًا مناسبًا لاختيار موعد الزراعة فى السنوات التالية.

٦- تُربى السلالات غير المحدودة النمو رأسيًا، أما السلالات المحدودة النمو .. فتفضل تربية سلالات الأمهات منها رأسيًا بطريقة مناسبة، بينما تترك سلالات الآباء لتنمو على سطح التربة.

٧- يفضل — دائمًا — أن تكون سلالات الأمهات عقيمة الذكر؛ لكى تنتفى الحاجة إلى عملية الخصى.

٨-عند جمع حبوب اللقاح من سلالات الآباء.. تقطف أزهارها أولا، ثم تترك لساعات قليلة فى الشمس، إلى أن تفقد جزءًا من رطوبتها، ثم تجمع منها حبوب اللقاح بواسطة الهزاز. ويفضل فى هذه الحالة شق المخروط السدائى طوليًا بسن الملقط. وقد تجمع بفرك الأزهار على منخل ذى ثقوب سعتها ٥٣ ملليميكرونًا؛ لفصل حبوب اللقاح عن الأجزاء الزهرية الأخرى. وتخزن حبوب اللقاح — إذا لزم الأمر — كما سبق بيانه.

٩-تجرى عملية التلقيح للأزهار المخصية (أو غير المخصية بالنسبة لسلالات الأمهات العقيمة الذكر) بواسطة فرشاة من شعر الجمل فى نفس يوم إجراء عملية الخصى، التى تكون عادة فى الصباح الباكر، أو بعد ٢٤-٣٦ ساعة من عملية الخصى. يتم المرور على النباتات يوميًا أو كل يومين لخصى وتلقيح البراعم الزهرية التى وصلت إلى مرحلة مناسبة، مع إزالة الثمار التى تكون قد عقدت دون تلقيح يدوى.

١٠- توضع علامة ورقية tag على الأزهار الملقحة، أو تزال منها ٢-٣ سبلات لتمييزها، على أن يتم التأكد من ذلك عند الحصاد (George ١٩٨٥).

الحد من فشل البذرة الهجين فى إكمال نموها

يؤدى فشل البذور فى إكمال نموها seed abortion إلى زيادة تكلفة إنتاج البذرة الهجين. وفى دراسة أجريت على ١٩ تركيبًا وراثيًا من الطماطم وجد أنها اختلفت جوهريًا فى كل من: عدد البيضات بالمبيض، وعقد البذور بالثمرة، ونسبة فشل البذور فى إكمال نموها، وقد تراوحت تلك القيم — فى مختلف التراكيب الوراثية — من ٥٢ إلى ٤١٢ بيضة/مبيض، ومن ٥٠,٩ إلى ٢٤٠,٨ بذرة عاقدة/ثمرة، ومن ٦,٠٦٪ إلى ٢٤,٤٤٪ فشل للبذور فى إكمال نموها. كما وجد ارتباط قوى موجب بين عدد البويضات/مبيض ونسبة فشل البذور فى إكمال نموها (Reddy وآخرون ٢٠٠٩).

تمييز الهجن عن آبائها

جرت محاولة لتمييز أصناف الطماطم عن بعضها البعض بتحليل الإنزيمات المتشابهة isozyme analysis باستخدام ستة منها، ونجحت المحاولة فى تمييز ١٢

صنفًا من بين ١٧ صنفًا أُخضعت للاختبار؛ مما يفيد إمكان استخدام تلك التقنية فى التمييز بين الهجن وآبائها (Henn وآخرون ١٩٩٢).

استخدام الحشرات فى التهجين لإنتاج الهجن

أوضح Warnock (١٩٩٢) إمكان خفض تكلفة إنتاج بذور هجن الطماطم بالاستعانة بالحشرات، الأمر الذى كان قد اقترحه C. M. Rick من قبل فى عام ١٩٤٩، ولكنه لم يجد طريقة إلى التطبيق. تعتمد الفكرة على الاستعانة بالحشرات التى تقوم بهز الأزهار وجمع حبوب اللقاح (وهى التى وصفها بالـ sternotribic, vibratile insect pollinators) فى نقل حبوب اللقاح من سلالات الآباء إلى سلالات الأمهات التى تكون عقيمة الذكر.

وقد ذكر Warnock عدة أنواع من تلك الحشرات، والتى منها:

١- النوع *Augochlora nigromarginata* الذى يتواجد بكثرة على كل من الطماطم والنوع البرى *S. pimpinellifolium*، كما شوهد — كذلك — على النوع *S. peruvianum*.

٢- النوع *Lonchopria* sp. الذى لوحظ تواجده على النوع *S. habrochaites*.

٣- النوع *Exomalopsis bruesi* الذى شوهد تواجده على كل من الطماطم والنوع البرى *S. peruvianum*.

٤- الأنواع: *Anthophora tricincta*، و *Anthophora arequipensis*، و *Thygater albiceps*، و *Xylocopa brasilianorum*، و *Bombus funebris*، وهى التى شوهدت فى زيارات لأزهار النوع البرى *S. peruvianum*.

٥- النوعان: *Xylocopa* sp.، و *Centris surinamensis* اللذان شوهد تواجدهما على أزهار النوع *S. habrochaites*.

تتواجد هذه الحشرات فى موطن الطماطم فى أمريكا الجنوبية، علمًا بأن إناث الحشرة — فقط — هى التى تقوم بجمع حبوب اللقاح، أما الذكور فإنها تقوم بجمع الرحيق.

ظاهرة العقم الذكرى وأهميتها فى إنتاج الهجن

توجد عدة أنواع من العقم الذكرى فى الطماطم. ويمكن التعرف على النباتات العقيمة الذكر – بسهولة – فى حقول الطماطم؛ بفحص النباتات فى موسم الحصاد؛ حيث تكون النباتات العقيمة الذكر إما غير مثمرة، وإما حاملة لعدد قليل من الثمار الناتجة من التلقيح الخلطى الطبيعى، كما يكون النمو الخضرى لهذه النباتات غزيرًا ومنتشرًا رأسيًّا وأفقيًّا بدرجة أكبر من بقية النباتات فى الحقل. وقد تمكن C. M. Rick ومساعدوه من التعرف على ٢٥٠ نباتًا غير مثمر فى حقل للطماطم مزروع بالصنف San Marzano، وكان معدل ظهورها بنسبة ٠,١٪. لم تكن هذه النباتات مختلفة عن بقية النباتات فى الحقل سوى فى شكل ولون أسديتها، ونموها الخضرى الغزير، بالإضافة إلى كونها غير مثمرة. وبالتحليل الوراثى لهذه النباتات.. وجد أن بها من ٣٠–٤٠ جينًا للعقم الذكرى (عن Mann ١٩٦٢). وقد ارتفع هذا الرقم إلى أكثر من ٥٠ جينًا مختلفًا (Rick ١٩٨٦)، وربما أكثر. هذا.. إلاّ أنه لم يستعمل إلاّ عدد قليل منها فى إنتاج الهجن، وكان أكثرها استعمالاً الجين ms-10، الذى يرتبط بالجين aa، الذى يتحكم فى صفة غياب الأنثوسيانين؛ بما يسمح بالتعرف على النباتات عقيمة الذكر فى مرحلة مبكرة من نمو البادرة. وتتم المحافظة على صفة العقم الذكرى – وهى فى حالة خليطة – بالتهجين الرجعى.

ومن بين حالات العقم الذكرى الوظيفى functional (إذ إنها تُنتج حبوب لقاح خصبة، ولكنها لا تكون مُتاحة للتلقيح) كلاً من: قلم الزهرة البارز ps (بسبب قِصَر الأسدية)، وعدم تفتح المتوك ps-2، والمياسم البارزة ex (بسبب استطالة قلم الزهرة). وتتميز تلك الطرز بإمكان تلقيحها ذاتيًا وهى بحالة أصيلة، ولكن يعيبها إمكان حدوث تلقيح ذاتى فيها (عند استخدامها فى إنتاج الهجن) بنسبة ٢٪–٥٪ (Kalloo ١٩٩٣).

هذا ويعطى Stevens & Rick (١٩٨٦) جدولاً يضم ٤٧ جينًا للعقم الذكرى فى الطماطم، مع مواصفات حالة العقم التى يحدثها كل منها. إلاّ أن نسبة عالية من هذه الجينات لا يمكن الاعتماد عليها فى إنتاج الهجن للأسباب التالية:

١-لا تعطى بعض الجينات عقمًا ذكريًّا تامًّا. وهو شرط أساسى؛ حتى لا يحدث أى تلقيح ذاتى عند إنتاج الهجن.

٢-تؤثر بعض جينات العقم الذكرى فى خصوبة أعضاء التأنيث كذلك، أو فى قدرة النبات على إنتاج الأزهار، أو صغر حجم الأزهار المنتجة؛ مما يجعلها غير مناسبة لإنتاج الهجن؛ لأن الإنتاج الاقتصادى لبذور الهجن يتطلب أن تكون سلالات الأمهات خصبة أنثويًّا وطبيعية النمو.

وبالإضافة إلى ما تقدم بيانه.. فإن جينات العقم الذكرى — التى تستخدم فى إنتاج الهجن — يجب أن تكون متنحية تمامًا؛ حتى لا تظهر فى الجيل الأول الهجين.. وهو شرط يتحقق فى كل الجينات المعروفة. كما يفضل أن يكون تأثير الجين اختياريًّا؛ بحيث لا يُحدث الجين حالة العقم فى ظروف خاصة؛ حيث يمكن — حينئذ — إكثار السلالات الحاملة لهذا الجين بالتلقيح الذاتى الطبيعى. كذلك يفيد — كثيرًا — أن يكون للجين تأثير متعدد فى صفات أخرى، أو أن يكون مرتبطًا بشدة بجين أو جينات أخرى، يظهر تأثيرها فى طور البادرة؛ لكى يمكن تمييز النباتات الخصبة الذكر من النباتات العقيمة الذكر فى خطوط سلالات الأمهات فى حقول إنتاج بذور الهجن.

استخدام العقم الذكرى فى إنتاج الهجن

للاستفادة من ظاهرة العقم الذكرى فى إنتاج البذرة الهجين .. يجب مراعاة ما يلى:

١-اختيار حالة العقم الذكرى المناسبة للظروف البيئية فى منطقة إنتاج البذور.

٢-إدخال صفة العقم الذكرى التى وقع الاختيار عليها فى السلالات المستعملة كأمهات للهجن.

٣-إكثار السلالات العقيمة الذكر بتهجين نباتات أصيلة فى صفة العقم الذكرى مع نباتات أخرى من نفس السلالة، تكون خليطة فى هذه الصفة (أى Msms). ويعتبر موضوع إكثار السلالات العقيمة الذكر من أكبر المشاكل التى تحد من استخدام هذه الظاهرة فى إنتاج الهجن التجارية.

٤- تُزال النباتات الخصبة الذكر من سلالات الأمهات فى حقول إنتاج البذور بمجرد التعرف عليها؛ علمًا بأن ٥٠٪ منها تكون خصبة؛ ولذا فإن زراعة هذه السلالات فى حقول إنتاج البذور يجب أن تكون كثيفة نوعًا ما.

ولقد استخدمت ظاهرة العقم الذكرى فى إنتاج هجن الطماطم لأول مرة فى عام ١٩٤٥، وكانت أكثر حالات العقم الذكرى جاذبية للمربين: العقم الذكرى الوراثى (ms)، وعديم الأسدية stamenless (أو sl).

إن معظم جينات العقم الذكرى فى الطماطم تنتمى إلى سلسلة جينات ms الخاصة بعقم حبوب اللقاح، وسلسلة جينات sl الخاصة بصفة غياب الطلع stamenless، بينما ينخفض معدل ظهور طفرات سلسلة جينات ps الخاصة بالعقم الموضعى positimal sterility.

وعلى الرغم من توفر أعداد كبيرة من جينات العقم الذكرى بمختلف أنواعه، فإنها لم تستخدم فى إنتاج الهجن التجارية إلاّ على نطاق ضيق جدًّا، حيث لم ينتشر استعمالها سوى فى ثلاث دول، هى: التشيك، ومولدوفا، وبلغاريا، وكان الاعتماد الوحيد فيها — فى إنتاج الهجن — على صفة العقم الموضعى (عن Atanassova ١٩٩٩).

أنواع العقم الذكرى الوراثى

تتعدد أنواع العقم الذكرى فى الطماطم، كما يلى:

عقم حبوب اللقاح

تُعرف جينات كثيرة متنحية، يؤدى وجود أى منها بحالة أصيلة إلى جعل المتوك ضامرة، أو خالية من حبوب اللقاح، أو جعل حبوب اللقاح ضامرة، وهى التى تعرف بجينات العقم الذكرى Male Sterility، ويرمز إلى كل منها بالرمز (ms) مع رقم خاص به ليميزه عن غيره.

ولقد تبين وجود تأثيرات لجين العقم الذكرى المستخدم فى إنتاج الهجن على صفات الهجن المنتجة، والتى درس منها المحصول المبكر الصالح للتسويق، والمحصول

الكلى الصالح للتسويق، ومتوسط وزن الثمرة، وذلك عندما قورن استخدام سبعة من جينات العقم الذكرى (ms). أُرجعت هذه التأثيرات إما إلى تأثيرات متعددة لتلك الجينات، وإما إلى ارتباطها بشدة بجينات أخرى. وقد تحكمت الخلفية الوراثة لسلالات الآباء وقدرتها الخاصة على التآلف فى اتجاه ومقدار التأثيرات المتعددة لجينات العقم الذكرى المستخدمة. كذلك بدا أن آليلات العقم الذكرى تؤثر على القدرة العامة على التآلف لسلالات الأمهات (Bar & Frankel ١٩٩٣).

وفى محاولة لإكثار النباتات التى تحمل صفة عقم حبوب اللقاح.. عُوملت البراعم الزهرية لثلاث طفرات عقيمة الذكر (يحدث فيها انهيار لعملية تكوين حبوب اللقاح فى مراحل تكوين الخلايا الأمية، وأثناء الانقسام الاختزالى، وعند تكوين الـ tetrad، على التوالى) بالجبريللين GA_7 بتركيز ١٠ أجزاء فى المليون قبل تفتح الأزهار بمدة ٦-١٢ يومًا. أدت تلك المعاملة إلى منع جزئى لانهيار عملية تكوين حبوب اللقاح وإلى تكوين أعداد كبيرة من حبوب اللقاح بها. وقد كان GA_7 أكثر فاعلية عن GA_3. وتبين انخفاض المحتوى الطبيعى لمتوك أزهار تلك الطفرات من الجبريللين عما فى النباتات العادية (Ma وآخرون ١٩٩٩).

تأثر طفرة لعقم حبوب اللقاح بالفترة الضوئية

وجدت طفرة عقيمة الذكر من الطماطم، حسّاسة للفترة الضوئية، يتحكم فيها جين واحد (7B-1)، وتكون عقيمة الذكر بنسبة ١٠٠٪ فى النهار الطويل (لا يقل طوله عن ١٢ ساعة) تحت ظروف الحقل، ولكنها تُنتج أزهارًا خصبة الذكر فى النهار القصير (٨ ساعات). وفى النهار الطويل تحتوى أزهار الطفرة على أسدية شاحبة اللون وقصيرة، وتتميز فى متوكها الخلايا الأمية الذكرية، لكن لا يحدث فيها الانقسام الميوزى؛ أى لا تتكون فيها الخلايا الجرثومية الصغيرة وحبوب اللقاح. وعلى خلاف الأزهار الطبيعية، فإن مياسم أزهار الطفرة مكشوفة جيدًا؛ مما يسمح بتلقيحها دونما حاجة إلى خصى. وفى النهار القصير تكون الأزهار طبيعية تمامًا، وتنتج محصولاً وافرًا من الثمار والبذور الحاملة للطفرة. هذا.. ولا تتأثر خصوبة أعضاء التأنيث فى الزهرة فى أى من النهار

الطويل أو القصير. ويتبين من تلك الصفات التى تتميز بها الطفرة إمكان استخدامها بيسر وسهولة فى إنتاج بذور الطماطم الهجين (Sawhney ٢٠٠٤).

وإلى جانب حساسيتها للفترة الضوئية، فإن هذه الطفرة (7B-1) تُكسب النباتات الحاملة لها صفة التحمل لعوامل شد بيئى متنوعة، خاصة عند تعرضها للضوء الأزرق. كذلك وجد أنها تجعل النباتات الحاملة لها أقل حساسية — فى الضوء الأزرق — للسُمِّ النباتى coranatine الذى تُنتجه البكتيريا *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Bergougnoux وآخرون ٢٠٠٩).

انعدام الأسدية

يتحكم فى طفرة عديم الأسدية stamenless عامل وراثى واحد متنحٍ (sl)، ويكون النبات الحامل لها خاليًا من الأسدية. إلا أنه لم يمكن الاستفادة من هذه الطفرة فى إنتاج الهجن؛ لأن محصول البذور كان منخفضًا، ولأن ثمار الهجن كانت مفصصة (عن Sackett ١٩٧٥). وقد أمكن دفع نباتات هذه الطفرة إلى إنتاج متوك بها حبوب لقاح خصبة؛ بريها بمحلول جبريللين بتركيز ٢٥ جزءًا فى المليون، كما وجد أن المعاملة بالـ CCC منعت استجابة النباتات لمعاملة الجبريللين (عن Weaver ١٩٧٢).

وقد عُرفت طفرة أخرى عديمة الأسدية تحكم فيها جين آخر متنحٍ أُعطى الرمز sl-2، وتبين أن خصوبة ومورفولوجى الأسدية فى النباتات الأصيلة فى تلك الطفرة (sl-2 sl-2) يتأثر بدرجة الحرارة، كما يلى:

المدى الحرارى	الحالة
٢٣°م نهارًا / ١٨°م ليلاً	تكون الأسدية غير طبيعية وحبوب اللقاح غير خصبة
١٨°م نهارًا / ١٥°م ليلاً	تُنتج معظم الأزهار أسدية طبيعية وحبوب لقاح خصبة
٢٨°م نهارًا / ٢٣°م ليلاً	تُنتج معظم النباتات تراكيب تشبه المتاع مكان الأسدية، ولا تتكون أى حبوب لقاح

وفى المقابل.. فإن أزهار نباتات الطماطم غير الحاملة لتلك الطفرة تكون خصبة فى كل المدى الحرارى المبين أعلاه (Sawhney ١٩٨٣).

العقم الذكرى الوظيفى

إن النباتات العقيمة الذكر وظيفيًا functional male sterile تُنتج حبوب لقاح خصبة، ولكنها تكون عقيمة لأسباب ميكانيكية.

ومن بين طفراتها المعروفة، ما يلى:

positional sterile (ps)

positional sterile (ps2)

cleistogamus2 (cl2)

dialytic (dl)

excerted stigma (ex)

وتتميز تلك الحالات بإمكان إكثارها بالتلقيح الذاتى مع إنتاج نسل عقيم الذكر بنسبة ١٠٠٪. وعلى الرغم من تلك الميزة، فإن تلك الحالات لم يُقبل مربى الطماطم على الاستفادة منها فى إنتاج الهجن، نظرًا لاحتمالات حدوث تلقيح ذاتى فيها، بالإضافة إلى ضرورة خصى أزهارها، وذلك باستثناء حالة بروز الميسم exerted stigma التى لا تكون فى حاجة للخصى. وتُعد حالة العقم الذكرى الوظيفى ps2 هى الوحيدة التى استخدمت بالفعل فى إنتاج الهجن التجارية.

ولقد قيمت كل تلك الطفرات بشأن استخدامها فى إنتاج الهجن، وذلك — ربما— باستثناء الطفرتين cl2، و dl. ولذا.. نركز مناقشتنا — فيما يلى— على الطفرات الأخرى: ex، و ps، وps2.

طفرة بروز الميسم (ex)

تتميز النباتات التى توجد بها ظاهرة بروز الميسم exerted stigma بإنتاجها لحبوب لقاح خصبة وأن متوكها تتفتح بصورة طبيعية، إلاّ أن قلم الزهرة فيها يستطيل بصورة كبيرة؛ مما يجعل الميسم يبرز من المخروط السدائى بعيدًا عن حبوب اللقاح التى يتركز

وجودها فى تجويف المخروط؛ ولذا.. فإن هذا العقم يُعد وظيفيًا، كما لا تحتاج الأزهار إلى الخصى قبل إجراء التلقيح نظرًا لبروز مياسمها.

ولقد أُنتجت عدة تراكيب وراثية تبرز مياسمها، وذلك من تلقيحات بين أصناف من الطماطم والنوع *S. pimpinellifolium*، وبالمعاملة بالجبريللين، وبمعاملة البذور بالحرارة المنخفضة. تتباين تلك التراكيب الوراثية ليس فقط فى طول الجزء من قلم الزهرة الذى يبرز من المخروط السدائى، وإنما تعتمد الظاهرة — كذلك — على أطوال كل من قلم الزهرة ومتوكها، وهى صفات تورث كميًّا، وتتأثر بدرجة الحرارة.

هذا.. ويلزم أن تبرز المتوك بمسافة ٢ مم على الأقل لكى لا تحدث نسبة من التلقيح الذاتى عند إجراء التهجينات.

طفرة العقم الموضعى (ps)

تتميز حالة العقم الموضعى positional sterility بالنمو الجانبى للبتلات واندماجها والتفافها معًا؛ فتبدو شبه قُمعية ومقيِّدة للمتوك، التى تصبح شديدة التلامس مع المتاع، وخاصة عند القمة. ومن السهل خصى تلك الأزهار دون مشاكل ودونما حاجة لاستعمال الملقط.

تحدث نسبة من التلقيح الذاتى فى حالات العقم الموضعى؛ الأمر الذى حدَّ من استعمالها فى إنتاج الهجن، وتزداد تلك النسبة إلى ٥٪ بارتفاع درجة الحرارة، وتتأثر بالرطوبة النسبية.

طفرة العقم الموضعى ٢ (ps2)

ظهرت حالة العقم الموضعى ٢ positional sterility 2 كطفرة فى الصنف التشيكى Vrbicanske Nizke، وهى حالة تتميز بإنتاجها لحبوب لقاح خصبة، ولكن متوكها لا تتفتح، إلا أن خاصية عدم تفتح المتوك ليست ثابتة فى كل الظروف البيئية. كما لا توجد فى متوك أزهار تلك الطفرة فتحة فى قمتها يمكن لحبوب اللقاح أن تخرج من خلالها لتصل إلى الميسم.

تتميز هذه الحالة من العقم الذكرى بسهولة إكثارها، وبزيادة نسبة البذرة الهجين التى يُحصل عليها عند استخدام الظاهرة فى إنتاج الهجن.

هذا.. وقد استُخدمت ظاهرة العقم الموضعى ٢ — دون غيرها — فى إنتاج الهجن التجارية، وخاصة فى بلغاريا؛ حيث استُخدمت الظاهرة فى إنتاج أكثر من ٩٠٪ من الهجن التجارية فى هذا البلد، كما استُخدمت الظاهرة — كذلك — فى إنتاج هجن الطماطم فى جمهورية التشيك ومولدوفيا (Atanassova ٢٠٠٠). وكان قد ذكر أن هذه الطفرة لا تزيد فيها نسبة التلقيح الذاتى عن ٠,٠٢٪ (Gueorguiev & Atanassova ١٩٨١).

ولقد أطلق على ظاهرة عدم قدرة متوك الزهرة على التفتح على الرغم من احتوائها على حبوب لقاح خصبة اسم anther-indehiscent male sterility (Lu وآخرون ١٩٩٨).

تتباين نسبة التلقيح الذاتى فى السلالات الحاملة للجين ps2؛ مما يعطى الفرصة لانتخاب سلالات تكون أقل فى معدل حدوث التلقيح الذاتى فيها. كذلك تقل كثيرًا نسبة البذور الناتجة عن التلقيح الذاتى عند استخدام تلك الصفة فى إنتاج الهجن. ويجرى خصى الأزهار ذات العقم الموضعى ps2 — والمستعملة فى إنتاج الهجن — عند تفتح الزهرة؛ الأمر الذى يكون أسهل وأسرع كثيرًا عما يكون عليه خصى البراغم. هذا.. ويتم إكثار السلالات الحاملة لصفة العقم الموضعى بتلقيحها ذاتيًا يدويًا (Atanassova ١٩٩٩).

ولقد أوضحت دراسات وراثية وجود الجين ps2 على الكروموسوم ٤ (Atanassova ١٩٩١).

وأمكن عزل هذا الجين (ps2) ووجد أن حالة العقم الذكرى تلك تظهر بسبب حدوث طفرة فى نيكليوتيدة واحدة فى جين جديد للـ polygalacturonase. ومع عزل هذا الجين، فإنه يمكن نقله لأى نوع نباتى للتعبير فيه عن هذه الصفة (Gorguet وآخرون ٢٠٠٩).

وتبين أن الأجزاء الخضرية والزهرية — عدا متاع الزهرة — فى نباتات الطماطم عقيمة الذكر التى تحتوى على الطفرة stamenless-2 — التى يتحكم فيها الجين sl-2 تحتوى

على حامض الأبسيسك بقدر أكبر مما تحتويه النباتات العادية. وكان أكبر فرق لمحتوى حامض الأبسيسك بين النباتات عقيمة الذكر والنباتات العادية فى الأسدية، كما توافقت الزيادة فى حامض الأبسيسك فى أسدية الطفرة sl-2 مع أولى علامات الشذوذ فى المتوك. وقد أدت الحرارة المنخفضة إلى استعادة الخصوبة فى الطفرة sl-2، وصاحب ذلك انخفاض فى محتوى حامض الأبسيسك فى الأوراق والأسدية. ويستدل من ذلك على أن تلك الطفرة مردها إلى وجود عدم توازن هرمونى يتضمن زيادة فى محتوى حامض الأبسيسك، وأن الحرارة المنخفضة تنظم حالة العقم الذكرى بإحداثها لخفضٍ فى محتوى حامض الأبسيسك (Singh & Sawhney ١٩٩٨).

طفرة دايلتك (dl)

يتحكم فى طفرة دايلتك dialytic (بمعنى انفصال separation) عامل وراثى واحد متنحٍ، ويكون النبات الحامل لها — فى حالة أصيلة — غير مثمر تحت ظروف الحقل، برغم أنه ينتج حبوب لقاح وبويضات خصبة وطبيعية. ويرجع عدم قدرتها على الإثمار إلى أن أسديتها لا تكون مخروطًا يحيط بالقلم والميسم — مثلما تكون عليه الحال فى النباتات الطبيعية — وإنما تكون الأسدية منفرجة قليلاً عن بعضها البعض. وبدراسة هذه الطفرة.. وجد Rick أن الجين المسئول عنها يحدث تغيرات بالشعيرات فى جميع أجزاء النبات، بما فى ذلك الشعيرات التى توجد على المتوك، والتى تعمل — فى حال وجودها — على التحام المتوك ببعضها البعض، ولكن بغياب هذه الشعيرات.. تنفرج المتوك عن بعضها البعض، ويقلل ذلك من فرصة عقد الثمار بدرجة كبيرة، إلى حد أن محصول هذه الطفرة يقل عن محصول النباتات الطبيعية بنسبة ٩٠٪. ولا يبدو أن هذه الطفرة يمكن أن تفيد فى إنتاج الهجن؛ لأنها تسمح بحدوث نسبة من التلقيح الذاتى الطبيعى تصل إلى ١٠٪ (عن Mann ١٩٦٢).

استحداث طفرات العقم الذكرى بالتعريض لأشعة جاما

ظهرت ثلاثة طرز من طفرات العقم الذكرى فى الطماطم بعد تعريض البذور الجافة للصنف First لأشعة جاما، وشملت الطفرات: (١) تحلل واندثار حبوب اللقاح،

(٢) تغيرات مورفولوجية فى الأعضاء الزهرية، (٣) تغير فى لون المتوك (Masuda وآخرون ١٩٩٨).

وأمكن بتعريض بذور الطماطم لأشعة جاما استحداث طفرة للعقم الذكرى بسيطة ومتنحية كانت حبوب اللقاح فيها أقل قدرة على الإنبات، وكانت عقيمة فى التلقيحات الذاتية. وقد تحكم الجين الطفرى ذاته فى منع تحلل النشا فى حبوب اللقاح، حيث تراكم فيها؛ مما جعل حبوب اللقاح المكتملة التكوين تصبغ بالأسود لدى معاملتها بمحلول اليود عند تفتح الزهرة. وفى المقابل.. فإن أزهار النباتات المحتوية على الطفرة بدت طبيعية المظهر وُصبغت فيها حبوب اللقاح المكتملة التكوين بالأسيتوكارمن؛ مما يدل على أنها مكتملة الحيوية (Masuda وآخرون ١٩٩٩).

العقم الذكرى السيتوبلازمى

أمكن الحصول على عقم ذكرى سيتوبلازمى فى سلالة استُمِدَّت من التهجين بين *S. peruvianum*، و *S. pennellii* (Petrova وآخرون ١٩٩٩).

الفصل التاسع

البيوتكنولوجى

نكفى فى هذا الفصل بمجرد الإشارة إلى بعض جوانب استخدامات البيوتكنولوجى (التقنيات الحيوية) فى تربية الطماطم دون الدخول فى تفاصيل أى من تلك التقنيات، وهى التى يمكن أن يجدها القارئ مفصلة – بصورة عامة – فى حسن (٢٠٠٧).

مزارع الأنسجة والخلايا

مصادر للدراسات المبكرة

يمكن الاطلاع على تفاصيل وبروتوكولات مزارع الأنسجة والخلايا فى الطماطم وأنواعها البرية بالرجوع إلى Sink & Reynolds (١٩٨٦) اللذين تناولا الموضوع من الجوانب التالية:

- طرق تعقيم مختلف أنواع الـ explants من مختلف الأنواع.
- مزارع الميرستيم والقمة النامية الخضرية.
- مزارع الأجنة لمختلف الهجن النوعية.
- مزارع المتوك لمختلف الأنواع.
- مزارع الكالوس ومزارع المعلقات والتنشئة منها فى مختلف الـ explants لمختلف الأنواع.
- مزارع دمج البروتوبلاستات بين مختلف الأنواع.
- تنشئة النموات الخضرية الجديدة من أنسجة الـ explants أو مزارع الكالوس.

ومن بين المراجع الأخرى الهامة فى هذا الشأن، ما يلى:

المرجع	الموضوع
Buiatti & Morpurgo (١٩٩٠)	مقال مراجعة حول الدراسات المبكرة الخاصة بتباينات المزارع فى الطماطم
Chlyah وآخرون (١٩٩٠)	مزارع المتوك فى الطماطم وحث إنتاج النباتات الأحادية
Kut وآخرون (١٩٨٤)	الدراسات المبكرة على مختلف أنواع مزارع الأنسجة فى الطماطم

التربية للقدرة العالية على التكاثر والتنشئة فى البيئات الصناعية

تتميز السلالة PI128644 من *S. habrochaites* بالقدرة العالية على التنشئة regeneration فى البيئات الصناعية، ووجد أن تلك القدرة ترتبط بواسمات الـ RAPD التالية: OPA02-3، و OPA20-3، و inv^{chi} (Takashina وآخرون ١٩٩٨).

كذلك تتوفر القدرة العالية على التكاثر فى بيئات صناعية فى السلالة WV-700 من *S. pimpinellifolium*، وأمكن نقل تلك الصفة إلى بعض أصناف الطماطم بالتهجين الرجعى (De Faria وآخرون ٢٠٠٢).

وقد تمكن de Faria وآخرون (٢٠٠٢) من نقل صفة القدرة العالية على التنشئة فى البيئات الصناعية من السلالة WV-700 من *S. pimpinellifolium* إلى الطماطم بطريق التهجين الرجعى.

وكان Hogenboom هو من نقل تلك الصفة — كذلك — من *S. peruvianum* إلى الطماطم، حيث أوضحت الدراسات الوراثية أنها صفة بسيطة وسائدة، ويقع الجين الذى يتحكم فيها قريبًا من منتصف الكروموسوم الثالث (عن Wolters وآخرين ١٩٩٤).

إنتاج النباتات الأحادية

إن نتائج حث تكوين النباتات الأحادية فى الطماطم من خلال الخلايا الأحادية فى عضو التأنيث (gynogensis) وعضو التذكير (microspore embryogensis) فى البيئات الصناعية لم تكن أبدًا مرضية. وفى المقابل.. فإن زراعة المبايض غير الملقحة مع التهجين البعيد باستعمال *Solanum sisymbriifolium* كأب بدت واعدة (Bal & Abak ٢٠٠٧).

وتعد الطريقة الوحيدة المعروفة حاليًا والتى يمكن استخدامها فى إنتاج نباتات أحادية مضاعفة فى الطماطم هى من خلال زراعة المتوك، إلاّ أن لهذه الطريقة محدوديتها، حيث تنخفض فيها كفاءة إنتاج النباتات الأحادية، كما تنخفض فيها — كذلك — معدلات إنتاج النباتات الأحادية المضاعفة. ولقد تبين أن أكثر من ٩٠٪ من الكالوسات الثنائية التى تتكون فى مزارع متوك الطماطم تنتج إما من خلايا أمية (جسمية)، وإما من اندماج نواتين أحاديتين مختلفتين (Corral-Martinez وآخرون ٢٠١١).

وترجع أهمية النباتات الأحادية إلى إمكان استخدامها فى إنتاج نباتات أصيلة وراثيًا بمجرد مضاعفتها بالكولشيسين؛ بما يسمح باستخدامها إما مباشرة فى الزراعة، وإما كآباء فى مختلف برامج التربية، وخاصة عند إنتاج الهجن التجارية.

الانتخاب بمساعدة الواسمات الوراثية

يمكن استخدام الواسمات الوراثية genetic markers فى التربية، حيث يكون من السهل الانتخاب للصفات المرغوب فيها بدقة؛ مما يُسرع كثيرًا من برامج التربية، وخاصة عندما يكون الانتخاب على أساس الشكل المظهرى صعبًا أو تحفه المشاكل، كما يُفيد استخدام الواسمات — كذلك — فى برامج التربية بالتهجين الرجعى، وخاصة عند الرغبة فى نقل جينات معينة من الأنواع البرية القريبة مع استبعاد الصفات غير المرغوب فيها للأب البرى. ويمكن باستعمال عينات ورقية صغيرة — عند استعمال الواسمات الجزيئية — توفير عدة سنوات من برامج التربية، وذلك بانتخاب البادرات الحاملة لعدد من الصفات المرغوب فيها — غير المرتبطة — فى وقت واحد.

ويمكن بالاعتماد على الـ QTLs انتخاب أزواج من آباء تحمل جينات مرغوب فيها بـ QTLs مختلفة لنفس الصفة، خاصة إذا كان للجينات تأثيرات كبيرة واستعملت عشائر كبيرة بما فيه الكفاية (١٥٠–٢٥٠ نبات) للتعرف على الواسمات ومواقعها الكروموسومية.

ويُعرف فى الطماطم أكثر من ٢٨٥ واسمة جزيئية لصفات مورفولوجية وفسيولوجية وصفات المقاومة للأمراض، و٣٦ مشابهات إنزيمية isozymes، وأكثر من ١٠٠٠

restriction fragment length polymorphisms (اختصارًا: RFLPs) تتوزع على كروموسومات الطماطم الإثنى عشر؛ هذا بالإضافة إلى أكثر من ١٦٢٠٠٠ واسمة expressed sequence tags (اختصارًا: EST) تم تحديد الموقع الكروموسومى لنحو ٣٫٢٪ منها.

وقد أمكن وضع عدة خرائط كروموسومية للطماطم اعتمادًا – بصفة أساسية – على تهيجات نوعية بين أصناف الطماطم وسلالات من الأنواع البرية القريبة. ولقد استخدمت الواسمات والخرائط فى تحديد مواقع وتعليم جينات أو QTLs لعديد من الصفات، وهى المعلومات التى تُفيد كثيرًا فى الانتخاب بمساعدة الواسمات marker-assisted selection (اختصارًا: MAS)، وعزل جينات – اعتمادًا على الخرائط – للصفات المرغوب فيها أو الـ QTLs. ويُستخدم الـ MAS فى تداول جينات المقاومة الرأسية للأمراض، مثل النقط البكتيرية والجذر الفلينى والذبول الفيوزارى والندوة المتأخرة والبياض الدقيقى وفيرس موزايك الطماطم وفيرس ذبول الطماطم المتبقع وفيرس تجعد واصفرار أوراق الطماطم وذبول فيرتسيليم ونيماتودا تعقد الجذور. ويتعين تحديد الـ QTLs التى تُسهم فى التباين الوراثى للصفات الكمية قبل الاعتماد على الـ MAS فى الانتخاب لها.

ويعتمد نجاح الـ MAS. على مدى قرب الارتباط بين الجينات المرغوب فيها والواسمات.

هذا.. وتعرف عديد من واسمات الـ DNA (وهى التى تعرف – كذلك – بالواسمات الجزيئية) مثل: الـ RFLP، و RAPD، و CAPS، و SSR، وتستخدم جميعها فى برامج تربية الطماطم لتحسين الصفات البسيطة والكمية على حد سواء (Saidi & Warade ٢٠٠٨).

لقد أحدثت الاستفادة من واسمات الـ DNA – خاصة تلك التى تعتمد على الـ PCR – تقدمًا هائلاً فى البحوث الوراثية فى النباتات بصفة عامة. وبالنسبة للطماطم.. أمكن حتى عام ٢٠١١ تعريف ٩٣٠٩ واسمة جزيئية؛ وبذا.. وضعت خرائط وراثية كثيفة أفادت كثيرًا فى الدراسات الوراثية وبرامج التربية؛ حيث إن الواسمات القريبة من الجينات المرغوب فيها تسمح بالتعرف على النباتات الحاملة لها والتخلص من التراكيب الوراثية

التى تحمل جينات غير مرغوب فيها، وذلك هو الـ marker-assisted selection (Szczechura وآخرون ٢٠١١).

ولقد أمكن الاستفادة من واسمات الدنا فى برامج التربية منذ بدايات تسعينيات القرن الماضى. ويُستفاد حاليًّا من الواسمات المرتبطة بجينات المقاومة للأمراض فى الانتخاب للمقاومة؛ وبذا.. أمكن الجمع بين عدة جينات للمقاومة فى الصنف الواحد؛ الأمر الذى يُعرف بالتهريم pyramiding. كذلك يمكن الاستفادة من الواسمات المرتبطة بجينات المقاومة فى عزل الجينات (cloing and sequencing). ولقد أمكن عزل عدة جينات لمقاومة الأمراض فى الطماطم، منها الجينات: Cf-2، و Cf-4، و Cf-5، و Pto، و Mi، و I2، و Sw-5؛ بما يسمح بإدخالها فى أى من الأصناف المفضلة (Barone ٢٠١٦).

الخرائط الكروموسومية الجزيئية

للإطلاع على جهود التربية الجزيئية للطماطم وتقنيات الخرائط الكروسومية الجزيئية الخاصة بجينوم الطماطم .. يراجع Foolad (٢٠٠٧)، و Labate وآخرين (٢٠٠٧)، و Passam وآخرين (٢٠٠٧)، و Barone وآخرين (٢٠٠٨).

التحويل الوراثى (الهندسة الوراثية)

على الرغم من أن الطماطم كانت أول المحاصيل الزراعية التى استُخدمت فيها الهندسة الوراثية فى التربية لإنتاج أصناف جديدة؛ الأمر الذى تمثل فى إنتاج الصنف Flaver-Saver فى عام ١٩٩٤ — وهو الذى قوبل فى بداية الأمر بترحيب من قبل المستهلكين — إلاّ أن هذا الترحيب لم يدم طويلاً بسبب انخفاض محصوله، ولمعاناته من بعض المشاكل التسويقية. وتميز هذا الصنف بانخفاض نشاط الإنزيم polygalacturonase المسئول عن فقد الثمار لصلابتها. وعلى الرغم من نشاط الباحثين فى الاستفادة من تقنيات الهندسة الوراثية فى نقل صفات تؤثر فى تمثيل إنزيمات أخرى تؤثر فى كل من النضج، وجودة الثمار، وتحمل مبيدات الحشائش، ومقاومة الفيروسات والحشرات وتحمل الظروف البيئية القاسية.. على الرغم من ذلك فإن إنتاج أصناف الطماطم المحولة وراثيًّا توقف كلية

فى نهاية القرن العشرين لأسباب منها زيادة تكلفة اختبارات تقييم الأصناف الجديدة المهندسة وراثيًّا، ومنها قلق المستهلكين من استهلاك تلك الأصناف، ولم يعد يتوفر بالأسواق أى أصناف طماطم محولة وراثيًّا (Bai & Lindhout ٢٠٠٧).

ويُعد صنف الطماطم Micro-Tom الشديد التقزم والمحدود النمو الخيار المفضل لدراسات الهندسة الوراثية فى الطماطم؛ فهو يمكن زراعته بكثافة عالية فى حيز صغير، وينتج ثمارًا ناضجة فى خلال ٧٠–٩٠ يومًا (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧).

ومن أبرز الاتجاهات فى دراسات الهندسة الوراثية للطماطم حاليًّا استخدامها فى إنتاج لقاحات يمكن تناولها عن طريق الفم، والتى اشتملت على ما يلى (عن Labate وآخرين ٢٠٠٧):

respiratory syncytial virus

cholera

hepatitis E

diarrheal illnesses of *E. coli*

كما أمكن تحويل الطماطم وراثيًّا بالجين HBsAg، وهو المسئول عن الأنتجين السطحى لفيرس الالتهاب الكبدى الوبائى B (Li وآخرون ٢٠١١).

كذلك يعتمد علاج التسمم بمركبات الفوسفات العضوية على توفر كميات كبيرة من الـ cholinestrases. وقد أمكن بالتحويل الوراثى للطماطم التعبير فيها عن نشاط الـ acetylcholine estrase البشرى بتركيزات عالية وصلت إلى ٢٥ nmol/min لكل مجم بروتين بالثمار (Mor وآخرون ٢٠٠١).

هذا.. وللتعرف على بروتوكول للتحويل الوراثى للطماطم .. يراجع Barg وآخرين (٢٠٠١).

مصادر الكتاب

حسن، أحمد عبد المنعم (٢٠٠٧). التكنولوجيا الحيوية وتربية النبات. الدار العربية للنشر والتوزيع – القاهرة – ٧٨٣ صفحة.

Abad, J., M. C. Ayuso, and G. Anastasio. 1995. self-incompatibility in *L. peruvianum* CMV sel INRA. Tomato Genetics Cooperative Report No. 45: 7-8.

Abdul-Baki, A. A. 1992. Determination of pollen viability in tomatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 117 (3): 473-476.

Abdul-Baki, A. A. and J. R. Stommel. 1995. Pollen viability and fruit set of tomato genotypes under optimum-and high-temperature regimes. HortScience 30 (1): 115-117.

Aboul-Soud, M. A. M. and H. A. El-Shemy. 2008. Identification and sub-cellular localization of SI; INT7: a novel tomato (*Solanum lycopericum* Mill.) fruit ripening-related and stress-inducible gene. Plant Sci. 176 (2): 241-247.

Albrecht, E. and R. T. Chetelat. 2009. Comparative genetic linkage map of *Solanum* sect. *Juglandifolia*: evidence of chromosomal rearrangements and overall synteny with the tomatoes and related nightshades. Theor. Appl. Gen. 119 (5): 831-847.

Angell, F. F. and M. L. Robbins. 1968. An effective and efficient method for making artificial cross-pollinations of tomato. Veg. Improv. Newsletter 10:10.

Arrillaga, I., C. Gisbert, E. Sales, L. Roig, and V. Moreno. 2001. *In vitro* plant regeneration and gene transfer in the wild tomato *Lycopersicon cheesmannii*. J. Hort. Sci. Biotechnol. 76 (4): 413-418.

Atanassova, B. 1991. Linkage studies of the "positional sterility-2" mutant in tomato. Journal of Genetics & Breeding 45 (4): 293-295.

Atanassova, B. 1999. Functional male sterility (ps-2) in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and its application in breeding and hybrid seed production. Euphytica 107 (1): 13-21.

Atanassova, B. 2000. Functional male sterility in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and its application in hybrid seed production. Acta Phys. Plant. 22 (3): 221-225.

Atanassova, B., S. Daskalov, L. Shtereva, and E. Balateheva. 2001. Anthocyanin mutations improving tomato and pepper tolerance to adverse climatic conditions. Eyphytica 120: 357-365.

Atherton, J. G. and G. P. Harris. 1986. Flowering. In: J. G. Atherton and J. Rudich (eds) "The Tomato Crop", pp. 167-200. Chapman and Hall, London.

Babajani, G., J. Effendy, and A. L. Plant. 2009. SI-SROI1 increases salt tolerance and is a member of the radical-induced cell death 1- semilar to RCD1 gene family of tomato. Plant Sci. 176 (2): 214-222.

Bai, Y., and P. Lindhout. 2007. Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? Ann. Bot. 100: 1085-1094.

Bal, U. and K. Abak. 2007. Haploidy in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.): a critical review. Euphytica 158 (1-2): 1-9.

Bar, M. and R. Frankel. 1993. Pleiotropic effects of male sterility genes in hybrid tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Euphytica 69 (1/2): 149-152.

Barbano, P. P. and L. D. Topoleski. 1984. Postfertilization hybrid seed failure in *Lycopersicon esculentum* × *Lycopericon peruvianum* ovlules. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109:95-100.

Barone, A. 2016. Molecular marker-assisted selection for resistance to pathogens in tomato. 6 pp. The Internet.

Barone, A. et al. 2008. Structural and functional genomics of tomato. Inter. J. Plant Genomics Volume 2008, Article ID 820274, 12 pp. The Internet.

Bertó, M. P., M. J. Asins, and E. A. Carbonell. 1993. Genetic variability in *Lycopersicon* species and their genetic relationships. Theor. Appl. Gen. 85 (1): 113-120.

Bohs, L. and R. Olmstead. 1997. Phylogenetics relationships in *Solanum* (Solanaceae) based on ndhF sequences. Sys. Bot. 22: 5-17.

Boiteux, L. S., L. de B. Giordano, O. Furumoto, and F. A. S. Aragao. 1995. Estimating the pleiotropic effect of the jointless-2 gene on the processing and agronomic traits of tomato by using near-isogenic lines. Plant Breeding 114 (5): 457-459.

Bonnema, A. B., J. M. Melzer, and M. A. O'Connell 1991. Tomato cybrids with mitochondrial DNA from *Lycopersicon pennellii*. Theor. Appl. Gen. 81 (3): 339-348.

Boswell, V. R. 1937. Improvement and genetics of tomatoes, pepper, and eggplant. In: United States Department of Agriculture "1937 Yearbook of Agriculture: Better Plants and Animals II", pp. 176-206. Wash., D. C.

Boukema, I. W. and A. P. M. Den Nijs. 1984. *Lycopersicon peruvianum*, a valuable source of genetic variation for tomato breeders, but difficult to exploit. In Eucarpia Tomato Working Group "A New Era in Tomato Breeding:, pp. 107-112. Institute for Hort. Plant Breeding., Wageningen, the Netherlands.

Brenner, E. D. et al. 1998. Characterization of LeMir, a root-knot nematode-induced gene in tomato with an encoded product secreted from the root. Plant Physiol. 118 (1): 237-247.

Buiatti, M. and R. Morpurgo. 1990. Somaclonal variation in tomato, pp. 400-415. In: Y.P.S. Bajaj (ed.). Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 11. Somaclonal variation in crop improvement I. Springer-Verlag, Berlin.

Calvert, A. 1973. Morphology and development. In: H. G. Kingham (Ed.) "The U. K. Tomato Manual", pp. 19-22. Grower Books, London.

Chen, L. Z. and T. Adachi. 1996. Efficient hybridization between *Lycopersicon esculentum* and *L. peruvianum* via 'embryo rescue' and in vitro propagation. Plant Breeding 115 (4): 251-256.

Chen, L. Z. and T. Adachi. 1998. Protoplast fusion between *Lycopersicon esculentum* and *L. peruvianum*-complex: somatic embryogenesis, plant regeneration and morphology. Plant Cell Reports 17 (6/7): 508-514.

Chai, M. and Y. H. Ding. 2002. Inheritance of Tomato Wo^{mz} gene and the value of the gene in tomato breeding. (In Chinese with English summary). Acta Hort. Sinica 29 (2): 133-136.

Chen, F. Q. and M. R. Foolad. 1999. A molecular linkage map of tomato based on a cross between *Lycopersicon esculentum* and *L. pimpinellifolium* and its comparison with other molecular maps of tomato. Genome 42 (1): 94-103.

Chen, L. Z. and S. Imanishi. 1991. Cross-compatibility between the cultivated tomato *Lycopersicon esculentum* and the wild species *L. peruvianum, L. chilense* assessed by ovule culture in *vitro*. Jap. J. Breeding 41 (2): 223-230.

Chen, L. Z., T. Kinoshita, Y. Kishima, R. Akashi, and T. Adachi. 1998. Plant regeneration via somatic embryogenesis after somatic hybridization between *Lycopersicon esculentum* and *L. peruvianum*. SABRAO J. Breeding Gen. 30 (1): 25-34.

Chetelat, R. T. 2008. Revised list of monogenic stocks. Tomato Genetics cooperative Report 58: 42-68.

Chetelat, R. T. 2009. Revised list of miscellaneous stocks. Tomato Genetics Cooperative Report 59: 62-80.

Chetelat, R. T. 2011. Revised list of monogenic stocks. Rep. Tomato Gen. Coop. No. 61: 15-41.

Chetelat, R. T. 2012. Revised list of miscellaneous stocks. Tomato Genetics Cooperative Report 62: 25-42.

Chetelat, R. T. 2013. Revised list of wild species stocks. Tomato Genetics Cooperative Report No. 63: 33-60.

Chetelat, R. T. 2014. Revised list of monogenic stocks. Tomato Genetics Cooperative Report No. 64: 41-66.

Chetelat, R. T. 2015. Revised list of miscellaneous stocks. Tomato Gen. Coop. Rep. No. 65: 42-60.

Chetelat, R. T. 2016. Overcoming sterility and unilateral incompatibility of *Solanum lycopersicum* × *S. sitiens* hybrids. Euphytica 207 (2): 319-330.

Chetelat, R. T. and J. W. DeVerna. 1991. Expression of unilateral incompatibility in pollen of *Lycopersicon pennellii* is determined by major loci on chromosomes 1,6, and 10. Theor. Appl. Gen. 82 (6): 704-712.

Chetelat, R. T. and J. P. Peterson. 2003. Improved maintenance of the tomato-like *Solanum* spp. by grafting. Tomato Genetics Cooperative Report No. 53: 14-15.

Chetelat, R. T., P. Cisneros, L. Stamova, and C. M. Rick. 1997. A male-fertile *Lycopersicon esculentum* × *Solanum lycopersicoides* hybrid enables direct backcrossing to tomato at the diploid level. Euphytica 95: 99-108.

Chlyah, A., H. Taarji, and H. Chlyah. 1990. Tomato (*Lycopersicon esculentum* L.): Anther culture and induction of androgensis, pp. 442-457. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 12. Haploids in crop improvement I. Springer-Verlag, Berlin.

Christakis, P. A. and A. C. Fasoulas. 2001. The recovery of recombinant inbreds outyielding the hybrid in tomato. J. Agr. Sci. 137 (2): 179-183.

Corral-Martinez, P., F. Nuez, and J. M. Segui-Simarro. 2011. Genetic, quantitative and microscopic evidence for fusion of haploid nuclei and growth of somatic calli in cultured $ms10^{35}$ tomato anthers. Euphytica 178: 215-228.

De Faria, R. T., D. Destro, J. C. Bespalhok Filho, and R. D. Illg. 2002. Introgression of *in vitro* regineration capability of *Lycopersicon pimpnellifolium* Mill. into recalcitrant tomato cultivars. Euphytica 124 (1): 59-63.

Dodds, P. N., C. Ferguson, A. E. Clarke, and E. Newbigin. 1999. Pollen-expressed S-RNases are not involved in self-incompatibility in *Lycopersicon peruvianum*. Sexual Plant Reproduction 12 (2): 76-87.

Do Rego, E. R., F. L. Finger, V. W. D. Casali, and A. A. Cardoso. 1999. Inheritance of fruit color and pigment changes in a yellow tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) mutant. Gen. Mol. Biol. 22 (1): 101-104.

Egashira, H., H. Ishihara, T. Takashina, and S. Imanishi. 2000. Genetic diversity of the "peruvianum-complex" (*Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill. and L. chilense Dun.) revealed by RAPD analysis. Eyphytica 116: 23-31.

Elkind, Y., A. Gurnick, and N. Kedar. 1991. Genetics of semideterminate growth habit in tomato. HortScience 26 (8): 1074-1075.

Eshed, Y. and D. Zamir. 1994. A genomic library of *Lycopersicon pernnellii* in *L. esculentum*: A tool for fine mapping of genes. Euphytica 79: 175-179.

Esquinas-Alcazar, J. T. 1981. Genetic resources of tomatoes and wild relatives - a - global report. International Board for Plant Genetic Resources, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 65 p.

Fellner, M. and V. K. Sawhney. 2001. Seed germination in a tomato male-sterile mutant is resistant to osmotic, salt and low-temperature stresses. Theor. Appl. Genet. 102: 215-221.

Fernandez-Munoz, R., J. J. Gonzalez-Fernandez, and J. Cuartero. 1994. Methods for testing the fertility of tomato pollen formed at low temperature. J. Hort. Sci. 69 (6): 1083-1088.

Foolad, M. R. 2007. Genome mapping and molecular breeding of tomato. International Journal of Plant Genomics Vol. 2007, Article ID 64358. 52 p. The Internet.

Foolad, M. and A. Sharma. 2005. Status of MAS in tomato breeding in the US and elsewthere. Plant & Animal Genomes XIII Conference, Jan. 15-19, 2005, San Diego, CA. The Internet.

Fujino, D. W., D. W. Burger, S. F. Yang, and K. J. Bradford. 1988. Characterization of an ethylene overproducing mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. Cultivar VFN 8). Plant Physiology 88 (3): 774-779.

Gaiser, J. C. and T. L. Lomax. 1993. The altered gravitropic response of the lazy-2 mutant of tomato is phytochrome regulated. Plant Physiology 102 (2): 339-344.

Gavrilenko, T. 2001. Somatic hybridization between *Lycopersicon esculentum* Mill. (tomato) and wild nontuberous *Solanum* species. In: Somatic hybridization in crop improvement II. Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 49. Springer-Verlag, Berlin.

Gentile, A. G. and Z. Santer. 1971. Germination of pollen of *Lycopersicon* spp. and *Solanum pennellii* on a solid artificial media. Tomato Genet. Coop. Rep. 21: 16-18.

George, R. A. T. 1985. Vegetable seed production. Longman, London. 318 p.

Georgiady, M. S., R. W. Whitkus, and E. M. Lord. 2002. Genetic analysis of traits distinguishing outcrossing and self-pollinating forms of current tomato, *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl.) Mill. Genetics 161 (1): 333-344.

Georiev, C. and B. Kraptchev. 1992. Genetic investigations of the "erectoid leaf" character in tomatoes. Tomato Genetics Cooperative Rep. No. 42: 14-15.

Gisbert, C., I. Arrillaga, L. A. Roig, and V. Moreno. 1999. Acquisition of a collection of *Lycopersicon pennellii* (Corr. D'Arcy) transgenic plants with uidA and nptII marker genes. J. Hort. Sci. Biotechnol. 74 (1): 105-109.

Gordillo, L. F., V. D. Jolley, R. D. Horrocks, and M. R. Stevens. 2003. Interactions of BA, GA_3, NAA, and surfactant on inter specific hybridization of *Lycopersicon esculentum* × *L. chilense*. Euphytica 131: 15-23.

Gorguet, B. et al. 2009. ps-2, The gene responsible for functional sterility in tomato, due to non-dehiscent anthers, is the result of a mutation in a novel polygalacturonase gene. Theo. Appl. Gen. 119 (7): 1199-1209.

Gradziel, T. M. and R. W. Robinson. 1989. Breakdown of self-incompatibility during pistil development in *Lycopersicon peruvianum* modified bud pollination. Sexual Plant Reproduction 2 (1): 34-42.

Gradizel, T. M. and R. W. Robinson. 1989. *Solanum lycopersicoides* gene introgression to tomato, *Lycopersicon esculentum*, through the systematic avoidance and suppression of breeding barriers. Sex. Plant Reproduction 2 (1): 43-52.

Gradziel, T. M. and R. W. Robinson. 1991. Overcoming unilateral breeding barriers between *Lycopersicon peruvianum* and cultivated tomato *Lycopersicon esculentum*. Euphytica 54 (1): 1-9.

Graham, E. B., S. M. Shannon, J. P. Petersen, and R. T. Chetelat. 2003. A self-compatible population of *Lycopersicon peruvianum* collected from N. Chile. Tomato Genetics Cooperative Report No. 53: 22-24.

Groenewegen, C., G. King, and B. F. George. 1994. Natural cross pollination in California commercial tomato fields. HortScience 29 (9): 1088.

Groot, S. P. C. and C. M. Karssen. 1992. Dormancy and germination of abscisic acid-deficient tomato seeds. Studies with the sitiens mutant. Plant Physiology 99 (3): 952-958.

Grout, W. W. and P. C. Crisp. 1995. Cryoperservation of germplasm of tomato, pp. 371-380. In. Y. P. S. Bajaj (ed.) Biotechnology in agriculture and forestry, Vol 32. Cryopreservation of plant germplasm I. Springer-Verlag, Berlin.

Gupta, S. K. 2000. Plant breeding: theory and techniques. Agrobios (India). 387 p.

Hancock, J. F. 2004. Plant evolution and the origin of crop species (2nd ed.) CABI Publishing, Wallingford, UK. 313 p.

Handley, L. W., R. L. Nickels, M. W. Cameron, P.P. Moore, and K. C. Sink. 1986. Somatic hybrid plants between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum Lycopersicoides*. Theor. Appl. Gen. 71 (5): 691-697.

Hanson, M. R., M. A. O'Connell, and C. Vidair. 1989. Somatic hybridization in tomato, pp. 320-335. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 8. Plant Protoplasts and Genetic Engineering I. Springer-Verlag, Berlin.

Hawthom, L. R. and L. H. Pollard, 1954. Vegetable and flower seed production. The Blakiston Co., Inc., N. Y. 626 p.

Heisey, B. 2015. underutilized *germplasm - S. galapagense*. Tomato Gen. Coop. Rep. 65: 21.

Henn, G., A. W. H. Neitz, and A. I. Louw. 1992. Identification of tomato cultivars (*Lycopersicon esculentum*) by polyacrylamide isoelectric focusing. Eyphytica 62: 77-82.

Hogenboom, N. G. 1972a. Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 4. Breakdown of unilateral incompatibility between *L. peruvianum* (L.) Mill. and *L. esculentum* Mill. Euphytica 21: 397-404.

Hogenboom, N. G. 1972b. Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 5. The inheritance of the unilateral incompatibility between *L. peruvianum* (L.) Mill. and *L. esculentum* Mill. and the genetics of its breakdown. Euphytica 21: 405-414.

Hogenboom, N. G. 1972. Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 1. The genus *Lycopersion*. Its breeding barriers and the importance of breaking these barriers. Euphytica 21: 221-227.

Hogenboom. N. G. 1972. Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 2. Breakdown of self-incompatibility in *L. peruvianum* (L.) Mill. Euphytica 21: 228-243.

Jacob, S. R., M. B. A. Kumar, E. Varghese, and S. N. Sinha. 2016. Hydrophylic polymer film coat as a micro-container of individual seed facilitates safe storage of tomato seeds. Sci. Hort. 204: 116-122.

Jacoby, A. and M. T. Labuschagne. 2006. Hybridization studies of five species of the *Solanum nigrum* complex found in South Africa and two cocktail tomato cultivars. Euphytica 149 (3): 303-307.

Jankulovski, D., M. Cirkova-Georgievska, G. Martinovski, and J. Krskov. 1997. The influence of pollination duration on yield and quality of tomato hybrid seed. Acta Hort. No. 462: 187-190.

Jourdan, P., T. Montago, and S. Berry. 1993. Somatic hybrids produced between *Lycopersicon esculentum* and *L. hisutum*. Plant Science (Limerick) 91 (1): 55-65.

Kalloo. 1985. Tomato. Allied Pub. Private Limited, New Delhi. 470 p.

Kalloo. 1988. Vegetable breeding. Vol. II. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida. 213 p.

Kalloo, G. 1993. Tomato *Lycopersicon esculentum* Miller, pp. 645-666. In: G. Kalloo and B. O. Bergh (eds). Genetic improvement of vegetable crops. Pergamon Press, Oxford.

Kang, J. H. et al. 2010. The tomato odorless-2 mutant is defective in trichome-based production of diverse specialized metabolites and broad-spectrum resistance to insect herbivores. Plant Physiol. 154: 262-272.

Karapanos, I. C., C. Fasseas, C. M. Olympios, and H. C. Passam. 2006. Factors affecting the efficacy of agar-based substrates for the study of tomato pollen germination. J. Hort. Sci. Biotechnol. 81 (4): 631-638.

Karipidis, C., C., Olympios, H. C. Passam, and D. Savvas. 2007. Effect of moisture content of tomato pollen stored cryogenically on *in vitro* germination, fecundity and respiration during pollen tube growth. J. Hort. Sci. Biotechnolo. 82 (1): 29-34.

Klee, H. J., M. B. Hayford, K. A. Kretzmer, G. F. Barry, and G. M. Kishore. 1991. Control of ethylene synthesis by expression of a bacterial enzyme in transgenic tomato plants. Plant Cell 3 (11): 1187-1193.

Koornneef, M., T. D. G. Bosma, C. J. Hanhart, J. H. van der Veen, and J. A. D. Zeevaart. 1990. The isolation and characterization of gibberellin-deficient mutants in tomato. Theor. Appl. Genet. 80 (6): 852-857.

Kulawiec, M. et al. 2003. Chromosome number variation in somatic hybrids between transgenic tomato (*Lycopersicon esculentum*) and *Solanum lycopersiciodes* J. Appl. Genet. 44 (4): 431-447.

Kut, S. A., J. E. Bravo, and D. A. Evans. 1984. Tomato, pp. 247-289. In: P. V. Ammirato, D. A. Evans, W. R. Sharp, and Y. Yamda (eds.). Handbook of plant cell culture. Vol. 3. Crop species. Macmillan Pub. Co., N. Y.

Labate, J. A. et al. 2007. Tomato, pp. 1-125. In: C. Kole (ed.). Genome mapping and molecular breeding in plants. Vol. 5. Vegetables. Springer-Verlag, Berlin.

Laterrot, H. 1983. Use of pollen mixture technique in interspecific cross between *Lycopersicon esculentum* and *L. peruvianum*. Tomato Genetics Cooperative Report No. 33: 3-4.

Lemke, C. A. and M. A. Mutschler. 1984. Inheritance of glandular trichomes in crosses between *Lycopersicon esculentum* and *Lycopersicon pennellii*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109: 592-596.

Li, W. and T. Chetelat. 2009. Fine mapping of a gametophytic factor controlling unilateral incompatibility in tomato. TBRT, UF. The Internet.

Li, T., J. K. Sun, Z. H. Lli, and Q. Liu. 2011. Transformation of HBsAg (Hepatitis B surface antigen) gene into tomato mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. Czech J. Genet. Plant Breeding 47 (2): 69-77.

Liedl, B. E., S. McCormick, and M. A. Mutschler. 1996. Unilateral incongruity in crosses involving *Lycopersicon pennellii* and *L. esculentum* is distinct from self-incompatibility in expression, timing and location. Sexual Plant Reproduction 9 (5): 299-308.

Lindhout, P. and C. Purimahua. 1988. Use of *L. peruvianum* LA 1708 and LA 2172 as bridge between *L. esculentum* and *L. peruvianum*. Tomato Genet. Coop. Rep. 38:29.

Liu, K. B., Y. M. Li, and K. C. Sink. 1995. Asymmetric somatic hybrid plants between an interspecific *Lycopersicon* hybrid and *Solanum melongena*. Plant Cell Reports 14 (10): 652-656.

Lobo, M. and O. Marulanda. 1989. Crossibility of LA 1708 and interspecific hybrids as genetic bridge between *L. peruvianum* and *L. esculentum*. Tomato Genetics Coop. Rep. 39: 23-24.

Lu, S. W., Y. L. Wang, H. T. Li, X. Mu, and L. X. Zhang. 1998. Studies on the male sterility mechanism of an anther-indehiscent male sterile mutant in tomato and its characteristics of inheritance (in Chinese with English summary). Advances in Horticulture 2: 374-377. c.a. Plant Breeding Abstr. 69: Abstr. 6558; 1999.

Ma, Y., K. Sakata, and M. Masuda. 1999. Partial inhibition of pollen degradation by gibberellic acid in male sterile tomato mutants derived from cv. First (*Lycopersicon esculentum* Mill).(In Japanese with English summary). Scientific Reports of the Faculty of Agriculture, Okayama University No. 88: 57-63. c.a. Plant Breeding. Abstr. 69: 5526; 1999.

Makkouk, K. M. and H. Laterrot. 1983. Epidemisology and control of tomato yellow leaf curl virus, pp. 315-321. In: R. T. Plumb and J. M. Thresh (eds.). Plant virus epidemiology. Blackwell Sci. Pub., Oxford.

Mann, L. K. 1962. Morphological characteristics affecting reproductive processes in plants. In Campbell Soup Company "Proceedings of Plant Science Symposium". pp. 201-210. Camden, N. J.

Masuda, M., T. Furuichi, Y. Ma, and K. Kato. 1998. Pollen degradation and inheritance of male sterility in three mutants in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill, cv. First. (In Japanese with English summary). J. Jap. Soc. Hort. Sci. 67 (4): 583-588.

Masuda, M., Y. Ma, K. Uchida, and K. Kato. 1999. characterization and genetic analysis of male sterile mutant induced in tomato cv. First, having mature pollen stainable with acetocarmine. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 68 (3): 566-568.

Matsumoto, A., S. Imanishi, M. Hossain, A. Escalante, and H. Egashira. 1997. Fertile hybrids between F_1. (*Lycopersicon esculentum* × *L. peruvianum* var. *humifusum*) and *S. lycopersicoides*. Breeding Sci. 47 (4): 327-390.

Mattia, M. R. and J. W. Scott. 2014. Apple green and pale green fruit colors are controlled by alleles at the uniform green (u) locus on chromosome 10. Tomato Gen. Coop. Rep. No. 64: 25-30.

McArdle, R. N. and J. C. Bouwkamp. 1980. The use of gelatin capsules in controlled pollinations. Eyphytica 29: 819-820.

McGregor, S. E. 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. U. S. D. A., Agr. Handbook No. 496. 411 p.

McGuire, D. C. 1952. Storage of tomato pollen. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 60: 419-424.

McGuire, D. C. and C. M. Rick. 1954. Self-incompatibility in species of *Lycopersicon* sect. Eriopersicon and hybrids with *L. esculentum*. Hillgardia 23 (4): 101-124.

Meissner, R., Y. Jacobson, S. Melamed, S. Levyatuv, G. Shalev, A. Ashri, Y. Elkind, and A. Levy. 1997. A new model system for tomato genetics. Plant Journal 12 (6): 1465-1472.

Milchers, G., Y. Mohri, K. Watanabe, S. Wakabayashi, and K. Harada. 1992. One-step generation of cytoplasmic male sterility by fusion of mitochondrial-inactivated tomato protoplasts with nuclear-inactivated *Solanum* protoplasts. Proceed. Nat. Acad. Sci. USA 89 (15): 6832-6836.

Moforte, A. J. and S. D. Tanksley. 2000. Development of a set of near isogenic and backcross recombinant inbred lines containing most of the *Lycopersicon hirsutum* genome in a *L. esculentum* genetic background: a tool for gene mapping and gene discovery. Genome 43: 803-813.

Mor, T. S., M. Sternfeld, H. Soreq, C. J. Arntzen, and H. S. Mason. 2001. Expression of recombinant human acetylcholinesterase in transgeninc tomato plants. Biotechnology and Bioengineering 75 (3): 259-266.

Muschietti, J., L. Dircks, G. Vancanneyt, and S. McCormick. 1994. LAT52 protein is essential for tomato pollen development: pollen expressing antisense LAT52 RNA hydrates and germinates abnormally and cannot achieve fertilization. Plant Journal 6 (3): 321-338.

Mutschler, M. A., S. D. Tanksley, and C. M. Rick. 1987. Linkage maps of the tomato (*Lycopersicon esculentum*). Tomato Genet. Coop. Rep. 37: 5-34.

Neal, C. A. and L. D. Topoleski. 1983. Effects of the basal medium on growth of immature tomato embryos *in vitro.* J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108 (3): 434-438.

Nuez, F., J. Prohens, and J. M. Blanca. 2004. Relationships, origin, and diversity of Galápagos tomatoes: implications for the conservation of natural populations. Amer. J. Bot. 91: 86-99.

Olmstead, R. and J. Palmer. 1997. Implications for the phylogeny, classification, and biogeography of *Solanum* from cpDNA restriction site variation. Sys. Bot. 22: 19-29.

Ozminkowski, R. H., Jr., R. G. Gardner, R. H. Moll, and W. R. Henderson. 1990. Inheritane of prostrate grpwth habit in tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115: 674-677.

Ozminkowski, R. H., Jr., R. G. Gardner, W. R. Henderson, and R. H. Moll. 1990a. Prostrate growth habit enhances fresh-market tomato fruit yield and quality. HortScience 25 (8): 914-915.

Ozminkowski, R. H., Jr., R. G. Gardner, R. H. Moll, and W. R. Henderson. 1990b. Inheritance of prostrate growth habit in tomato. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115 (4): 674-677.

Paterson, A. H., S. Damon, J. D. Hewitt, D. Zamir, H. D. Rabinowitch, S. E. Lincoln, E. S. Lander, and S. D. Tanksley. 1991. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments. Genetics 127 (1): 181-197.

Peralta, I. E., S. Knapp, and D. M. Spooner. 2005. New species of wild tomatoes (*Solanum* section *Lycopersicon*: Solanaceae) from Northern Peru. Systemic Botany 30 (2): 424-434.

Peterson, R. H. and H. G. Taber. 1987. Technique for vital staining of tomato pollen with fluoroscein diacetate. HortScience 22: 953.

Petrova, M. et al. 1999. Characterization of a cytoplasmic male-sterile hybrid line between *Lycopersicon peruvianum* Mill × *Lycopersicon pennellii* Corr. and its crosses with cultivated tomato. Theo. Appl. Gent. 98 (5): 825-830.

Philauze, J. 1991. Description of isogenic lines, except for one, or two, monogenically controlled morphological traits in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. Euphytica 56: 121-131.

Praca, M. M., C. R. Carvalho, and W. R. Clarindo. 2009. A practical and reliable procedure for *in vitro* induction of tetraploid tomato. Sci. Hort. 122 (3): 501-505.

Purseglove, J. W. 1974. Tropical crops: diocotyledons. The English Language Book Soc., London. 719 p.

Rasmussen, K. and L. C. Peirce. 1992. Identification of a dominant wilty mutation. Tomato Genetics Cooperative Rep. No. 42: 30-31.

Ratushnyak, Y. I., N. N. Cherep, and S. A. Latypov. 1994. Somatic hybridization between *Lycopersicon esculentum* Mill. and *Lycopersicon peruvianum* var. *dentatum* Dun., pp. 224-243. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in Agriculture and Forestry in Crop Improvement I. Vol. 27. Springer-Verlag, Berlin.

Reddy, K. C., K. N. Ganeshaiah, and U. Shaanker. 2009. Assessing the genotypic differences for seed set and seed abortion in tomato genotypes. Nature Precedings. The Internet.

Rick, C. M. 1972. Potential genetic resources in tomato species: clues from observations in native habitats. In A. M. Srb (Ed.) "Genes, Enzymes and Populations", pp. 255-269. Plenum Pub. Corp., N. Y.

Rick, C. M. 1974. Tomatoes (*Lycopersicon* spp.). *In* J. Leon (Ed.) "Handbook of Plant Introduction in Tropcal Crops", pp. 42-44. Food and Agr. Org. of the United Nations, Rome.

Rick, C. M. 1976. Tomato. *In* N. W. Simmonds (Ed.) "Evolution of Crop Plants", pp. 268-273. Longman, London.

Rick, C. M. 1977. Conservation of tomato species germplasm. Calif. Agr. 31 (9): 32-33.

Rick, C. M. 1978. The tomato. Scientific American 239 (2): 76-87.

Rick, C. M. 1979a. Tomato germplasm resources. *In* Asian Vegetable Research and Development Center "Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Tomato, Oct. 23-27, 1978", pp. 214-224. Shanhua, Taiwan.

Rick, C. M. 1979b. Evolution of interspecific barriers in *Lycopersicon*. *In* A. C. Zeven and A. M. van Harten (Eds). "Broadening the Genetic Base of Crops", pp. 283-286. Centre for Agr. Pub. & Doc., Wageningen.

Rick, C. M. 1980. Project No. 25: Mechanisms to facilitate production of hybrid tomato seed. Univ. Calif., Davis.

Rick, C. M. 1982. The Potential of exotic germplasm for tomato improvement. In I. K. Vasil, W. R. Scowcroft, and K. J. Frey (Ed.) "Plant Improvement and Somatic Cell Genetices", pp. 1-28. Academic Pr., N. Y.

Rick, C. 1986. Tomato mutants: freaks, anomalies, and breeders resources. HortScience 21 (4): inside front and back covers.

Rick, C. M. 1988. Molecular markers as aids for germplasm management and use in *Lycopersicon*. HortScence 23: 55-57.

Rick, C. M. 2007. *L. hirsutum* introgression lines. Tomato Genetics Resource Center, University of California, Davis. The Internet.

Rick, C. M. 2007a. Seedling traits of primary trisomics. Tomato Genetics Resource Center, University of California, Davis. The Internet.

Rick, C. M. 2007b. A revised key for the *Lycopersicon* and related *Solanum* species. Tomato Genetics Resource Center, University of California, Davis. The Internet.

Rick, C. M. 2007c. ABA, gibberellin and thiamene mutant stocks. Tomato Genetics Resource Center, Univesity of California, Davis. The Internet.

Rick, C. M. 2007d. Second generation introgression lines. Tomato Genetics Resource Center, University of California, Davis. The Internet.

Rick, C. M., and F. H. Borgnino. 1980. A method for improving seed germination of solanaceous species. Memiographed sheet.

Rick, C. M., J. W. DeVema, R. T. Chetelat and M. A. Stevens. 1987. Potential contributions of wide crosses to improvement of processing tomatoes. Acta Hort. 200: 45-55.

Robinson, R. W. 1974. Useful genes from wild relatives of the tomato. Cornell Plantations 37-39.

Rush, D. W. and E. Epstein. 1976. Genotypic responses to salinity: differences between salt sensitive and salt tolerant genotypes of the tomato. Plant Physiol. 57: 162-166.

Saccardo, F., G. Ancora, and K. S. Ramulu. 1981. Transfer of useful characters from *Lycopersicon peruvianum* to *L. esculentum*. In: J. Philouze (Ed.) "Genetics and Breeding of Tomato", pp. 235-242. Institut National de la Recherché Agronomique, Versailles, France.

Sacks, E. J. and D. A. St. Clair. 1996. Cryogenic storage of tomato pollen: effect on fecundity. HortScience 31 (3): 447-448.

Sacks, E. J. and D. A. St. Clair. 1998. Variation among seven genotypes of *Lycopersicon esculentum* and 36 accessions of *L. hirsutum* for interspecific crossability. Euphytica 101 (2): 185-191.

Sacks, E. J., L. M. Gerhardt, E. B. Graham, J. Jacobs, T. A. Thorrup, and D. A. St. Clair, 1997. Variation among 41 genotypes of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) for crossability to *L. peruvianum* (L.). Mill. Annals of Botany 80: 469-477.

Sakomoto, T. and T. Taguchi. 1991. Regeneration of intergeneric somatic hybrid plants between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum muricatum*. Theor. Appl. Gen. 81 (4): 509-513.

Sakamoto, K. and T. Taguchi. 1994. Somatic hybridization between tomato (*Lycopersicon esculentum*) and pepino (*Solanum muricatum*), pp. 244-254. In: Y. P. S. Bajaj (ed.). Biotechnology in Agriculture and Forestry. Somatic Hybridization in Crop Improvement. Vol. 27. Springer-Verlag, Berlin,

Samoylov, V. M. and K. C. Sink. 2001. Somatic hybridization between *Lycopersicon esculentum* Mill. (tomato) and *Solanum melongena* L. (eggplant), pp. 199-216. In: Somatic hybridization in crop improvement II. Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 49. Springer-Verlag, Berlin.

Sanchez-Donaire, A., C. L. Encina, J. Cuartero, and J. M. Guerra-Sanz. 2000. Increased efficiency of interspecific hybrids by embryo rescue in crosses between *L. esculentum* and *L. peruvianum*. Tomato Gen. Coop. Rep. No. 50: 35-37.

Sawhney, V. K. 1983. Temperature control of male sterility in a tomato mutant. J. Hered. 74 (1): 51-54.

Sawhney, V. K. 2004. Photoperiod-sensitive male-sterile mutant in tomato and its potential use in hybrid seed production. J. Hort. Sci. Biotechnol. 79 (1): 138-141.

Scott, J. W. 2008. Pollen production and efficiency of pollination and fertilization in tomato. Tomato Genetics Cooperative 58: 32-36.

Scott, J. W. and W. L. George, Jr. 1980a. Influence of environment and flower maturity on hybrid seed production of exserted stigma tomatoes crossed without emasculation. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105: 420-423.

Scott, J. W. and W. L. George, Jr, 1980b. Breeding and combining ability of heterostylous genotypes for hybrid seed production in *Lycopersicon esculentum* Mill. Eyphytica 29: 135-144.

Sood, R. K. and S. S. Saimi. 1971. Pollination studies in *Lycopersicon esculentum* Mill. Himachal J. Agr. Res. 1: 65-70.)Cited from Hort. Abstr. 42: Abstr. 1491; 1972).

Segern, M. I. et al. 1993a. Tomato breeding: 2. Characterization of F_1 and F_2 hybrid progenies of *Lycopersicon esculentum* × *L. peruvianum* and screeing for virus and insect resistance. Brazil. J. Gen. 16 (3): 773-783.

Segeren, M. T. et al. 1993b. Tomato breeding: 1. Embryo rescue of interspecific hybrids between *Lycopersicon esculentum* Mill. and *L. peruvianum* (L.) Mill. Brazil. J. Gen. 16 (2): 367-380.

Sekhar, K. N. C. and V. K. Sawhney. 1991. Regulation of leaf shape in the solanifolia mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum*) by plant growth substances. Annals of Botany 67 (1): 3-6.

Singh, S. and V. K. Sawhney. 1998. Abscisic acid in a male sterile tomato mutant and its regulation by low temperature. J. Exp. Bot. 49 (319): 199-203.

Sink, K. C. and J. F. Reynolds. 1986. Tomato (*Lycopersicon esculentum* L.), pp. 319-344. In: Y. P. S. Bajaj (ed). Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 2. Crops. I. Springer-Verlag, Berlin.

Smith, P. G. 1944. Embryo culture of tomato species hybrid. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 44: 413-417.

Song, J. and S. Tachibana. 2007. Loss of viability of tomato pollen during long-term storage is associated with reduced capacity for translating polyamine biosynthetic enzyme genes after rehydration. J. Exp. Bot. doi: 10. 1093/jxb/em 280.

Spooner, D., G. Anderson, and R. Jansen. 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelationships of tomatoes, potatoes, and pepino (Solanaceae). Amer. J. Bot. 80: 676-698.

Stancheva, Y., V. Rodeva, and L. Stamova. 1997. Mutiflor - a tomato line with super large inflorescences. Tomato Genetics Cooperative Report No. 47: 33.

Stevens, M. A. and C. M. Rick. 1986. Genetics and breeding, pp. 35-109. In: J. G. Atherton and J. Rudich (eds). The tomato crop. Chapman and Hall, London.

Stommel, J. R. 2001. Barriers for introgression of *Solanum ochranthum* into tomato via somatic hybrids. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 125 (5): 587-592.

Strommel, J. R., R. S. Kobayashi, and S. L. Sinden. 2001. Somatic hybridization between *Lycopersicon esculentum* Mill. (tomato) and *Solanum ochranthum* Dunn, pp. 217-232. In: Somatic hybridization in crop improvement II. Biotechnology in agriculture and forestry. Vol. 49. Springer-Verlag, Berlin.

Szczechura, W., M. Staniaszek, and H. Habdas. 2011. Tomato molecular markers. Veg. Crops Res. Bul. 74: 5-23.

Tabuchi, T., S. Ito, and N. Arai. 2000 Development of the abscission zones in j-2^{in} pediceles of Galapagos wild tomatoes. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 69 (4): 443-445.

Takashina, T., S. Imanishi, and H. Egashira. 1997. Evaluation of the cross-incompatibility of "*peruvianum*-complex" lines with *Lycopersicon esculentum* Mill. by the ovule selection method. Breeding Science 47 (1): 33-37, 73.

Takashina, T., T. Suzuki, H. Egashira, and S. Imanishi. 1998. New molecular markers linked with the high shoot regeneration capacity of the wild tomato species *Lycopersicon chilense*. Breeding Science 48 (2): 109-113.

Tanksley, S. D. and R. A. Jones. 1981. Application of alcohol dehyrogenase allozymes in testing the genetic purity of F_1 hyrids of tomato. HortScience 16: 179-181

Taylor, I. B. 1986. Biosystematics of the tomato. In J. G. Atherton and J. Rudich (Eds) "the Tomato Crop", pp. 1-34. Chapman and Hall, London.

Thomas, B. R. and D. Pratt. 1981. Efficient hybrization between *Lycopersicon esculentum* and *L. peruvaianum* via embryo callus. Theor. Appl. Genet. 59.

Tigchelaar, E. C. 1986. Tomato breeding, pp. 135-171. In: M. J. Bassett (ed.). Breeding vegetable crops. Avi Pub. Co., Westport, Connecticut.

Tigchelaar, E. C. and V. L. Foley. 1991. Horticulatural technology: a case study. HortTechnology 1: 7-16.

TGRC, Tomato Genetics Resource Center. 2007. Recommendations for flowering and producing wild tomato specie. University of California, Davis. The Internet.

Villareal, R. L. and S. H. Lai. 1978. Pollen collector. Asian Veg. Res. and Dev. Center, Taiwan.

Warnock, S. J. 1988. A review of taxonomy and physiology of the genus *Lycopersicon*. HortScience 23: 669-673.

Warnock, S. J. 1992. Prospects for economic use of polylectic, sternotribic, vibratile insect pollinators in tomato hybridization. HortScience 27 (10): 1074-1076.

Weaver, R. J. 1972. Plant growth substances in Agriculture. S. Chand & Co., Ltd., New Delhi. 594 p.

Wolters, A., E. Jacobsen, M. O'Connell, G. Bonnema, K. S. Ramulu, H. de Jong, H. Schoenmakers, J. Wijbrandi, and M. Koorneef. 1994. Somatic hybridization as a tool for tomato breeding. Euphytica 79: 265-277.

Zhang, H. B., M. A. Budiman, and R. A. Wing. 2000. Genetic mapping of jointless-2 to tomato chromosome 12 using RFLP and RAPD markers. Theo. Appl. Gen. 100 (8): 1183-1189.

Zhao, S. R., L. Y. Wu, M. C. Yao, and A. H. Cheng. 1993. The cryopreservation of tomato pollen. (In Chinese with English summary). Acta Horticulturae Sinica 20 (1): 66-70.



صَدَر للمؤلف

صَدَر للمؤلف الكتب التالية:

أولاً: فى مجال أساسيات وتقنيات إنتاج وتداول الخضر

١- أساسيات إنتاج الخضر وتكنولوجيا الزراعات المكشوفة والمحمية (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٩٢٠ صحة.

٢- تكنولوجيا الزراعات المحمية (الصوبات) (١٩٩٠). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٣٥ صفحة.

٣- أساسيات إنتاج الخضر فى الأراضى الصحراوية (١٩٩٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٨٥ صفحة.

٤- إنتاج وفسيولوجيا واعتماد بذور الخضر (١٩٩٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٨٥ صفحة.

٥- أساسيات وفسيولوجيا الخضر (١٩٩٨). المكتبة الأكاديمية — ٥٩٦ صفحة.

٦- تكنولوجيا إنتاج الخضر (١٩٩٨). المكتبة الأكاديمية — ٦٢٥ صفحة.

٧- الأساليب الزراعة المتكاملة لمكافحة أمراض وآفات وحشائش الخضر (١٩٩٩). المكتبة الأكاديمية — ٥٨٦ صفحة.

٨- تكنولوجيا الزراعات المحمية (١٩٩٩). المكتبة الأكاديمية — ٥٣٥ صفحة.

٩- الممارسات الزراعية لمكافحة أمراض وآفات وحشائش الخضر: البدائل العلمية والعملية المتكاملة (٢٠١٠). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٧٨٣ صفحة.

١٠- تكنولوجيا وفسيولوجيا ما بعد حصاد الخضر الثمرية (٢٠١١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٥٢ صفحة.

١١- تكنولوجيا وفسيولوجيا ما بعد حصاد الخضر غير الثمرية (٢٠١١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٦٤ صفحة.

١٢- أصول الزراعة العضوية: ما لها وما عليها (٢٠١١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٩٤ صفحة.

١٣- أصول الزراعة المحمية (٢٠١٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٨٣٦ صفحة.

١٤- أساسيات وتكنولوجيا إنتاج الخضر (٢٠١٥). دار الكتب العلمية والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس، والمكتبة الأكاديمية — ٩٦٨ صفحة.

١٥- تداول الحاصلات البستانية: تكنولوجيا وفسيولوجيا ما بعد الحصاد (٢٠١٥). دار الكتب العلمية، والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس ، والمكتبة الأكاديمية— ٥٤٨ صفحة.

١٦- الأهمية الغذائية والطبية للخضروات. (٢٠١٥). دار الكتب العلمية والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس، والمكتبة الأكاديمية — ٣٧٨ صفحة.

١٧- تسميد محاصيل الخضر (٢٠١٦). دار الكتب العلمية، والدار العربية للنشر والتوزيع، ومكتبة أوزوريس، والمكتبة الأكاديمية— ٦٩٣ صفحة.

١٨- عوامل الشد البيئى ووسائل الحد من أضرارها: الحلول التكنولوجية لتحديات ومعوقات إنتاج الخضر فى الظروف البيئية القاسية. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٦٤٨ صفحة.

١٩- بدائل المبيدات لمكافحة أمراض وآفات الخضر. الدار العربية للنشر والتوزيع — القاهرة — ٤٨٩ صفحة.

ثانيًا: فى مجال إنتاج محاصيل الخضر

١- الطماطم (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٣١ صفحة.

٢- البطاطس (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ١٨٦ صفحة.

٣- البصل والثوم (١٩٨٨). الدار العربية للنشر والتوزيع – ١٩١ صفحة.

٤- القرعيات (١٩٨٩). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٢٠٧ صفحات.

٥- الخضر الثمرية (١٩٨٩). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٣٠١ صفحة.

٦- الخضر الثانوية (١٩٨٩). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٣٩١ صفحة.

٧- الخضر الجذرية والساقية والورقية والزهرية (١٩٩٠). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٣٧٤ صفحة.

٨- إنتاج محاصيل الخضر (١٩٩١). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٧١٢ صفحة.

٩- إنتاج خضر المواسم الدافئة والحارة فى الأراضى الصحراوية (١٩٩٤). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٢٨٨ صفحة.

١٠- إنتاج خضر المواسم المعتدلة والباردة فى الأراضى الصحراوية (١٩٩٤). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٢٨٥ صفحة.

١١- الطماطم: تكنولوجيا الإنتاج، والفسيولوجى، والممارسات الزراعية، والحصاد والتخزين (١٩٩٨). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٥١١ صفحة.

١٢- الطماطم: الأمراض والآفات ومكافحتها (١٩٩٨). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٢١٠ صفحات.

١٣- إنتاج البطاطس (١٩٩٩). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٤٤٦ صفحة.

١٤- إنتاج البصل والثوم (١٩٩٩). الدار العربية للنشر والتوزيع- ٣٧١ صفحة.

١٥- القرعيات: تكنولوجيا الإنتاج، والفسيولوجى، والممارسات الزراعية، والحصاد والتخزين (٢٠٠٠). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٤٩٨ صفحة.

١٦- القرعيات: الأمراض والآفات ومكافحتها (٢٠٠٠). الدار العربية للنشر والتوزيع – ٣٣٠ صفحة.

١٧- إنتاج الفلفل والباذنجان (٢٠٠١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٣٦ صفحة.

١٨- إنتاج الخضر البقولية (٢٠٠١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٢٤ صفحة.

١٩- إنتاج الفراولة (٢٠٠٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٨٨ صفحة.

٢٠- إنتاج الخضر الكرنبية والرمرامية (٢٠٠٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٢٧ صفحة.

٢١- إنتاج الخضر الخيمية والعليقية والقلقاسية (٢٠٠٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣١٥ صفحة.

٢٢- إنتاج الخضر المركبة والخبازية والقلقاسية (٢٠٠٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٠٠ صفحة.

٢٣- إنتاج الخضر الثانوية وغير التقليدية — الجزء الأول (٢٠٠٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٠٤ صفحات.

٢٤- إنتاج الخضر الثانوية وغير التقليدية — الجزء الثانى (٢٠٠٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٠٠ صفحة.

٢٥- إنتاج الخضر الثانوية وغير التقليدية — الجزء الثالث (٢٠٠٤). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٢٤ صفحة.

ثالثًا: فى مجال تربية النبات

١- أساسيات تربية النبات (١٩٩١). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٦٨٢ صفحة.

٢- تربية محاصيل الخضر (١٩٩٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٨٠٠ صفحة.

٣- تربية النباتات لمقاومة الأمراض والآفات (١٩٩٣). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٧٨ صفحة.

٤- الأساس الفسيولوجى للتحسين الوراثى فى النباتات: التربية لزيادة الكفاءة الإنتاجية وتحمل الظروف البيئية القاسية (١٩٩٥). المكتبة الأكاديمية — ٣٢٨ صفحة.

٥- الأسس العامة لتربية النبات (٢٠٠٥). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٤٧٧ صفحة.

٦- طرق تربية النبات (٢٠٠٥). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٣٩٣ صفحة.

٧- تحسين الصفات الكمية: الإحصاء البيولوجى وتطبيقاته فى برامج تربية النبات (٢٠٠٥). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٢٥١ صفحة.

٨- التكنولوجيا الحيوية وتربية النبات (٢٠٠٧). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٧٨٣ صفحة.

٩- تطبيقات تربية النبات فى مكافحة الأمراض والآفات (٢٠٠٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٥٨٥ صفحة.

١٠- تربية النبات لتحمل الظروف البيئية القاسية (٢٠١٢). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٥٤٤ صفحة.

١١- مبادئ تربية محاصيل الخضر (٢٠١٧). الدار العربية للنشر والتوزيع الحديثة — ٢٥٧ صفحة.

رابعًا: فى مجال أصول البحث العلمى والكتابة العلمية

١- أصول البحث العلمى — الجزء الأول: المنهج العلمى وأساليب كتابة البحوث والرسائل العلمية (١٩٩٦). المكتبة الأكاديمية — ٤١٧ صفحة.

٢- أصول البحث العلمى — الجزء الثانى: إعداد وكتابة ونشر البحوث والرسائل العلمية (١٩٩٦). المكتبة الأكاديمية — ٢٧٣ صفحة.

٣- أصول إعداد ونشر البحوث والرسائل العلمية (٢٠٠٨). الدار العربية للنشر والتوزيع — ٧٧٠ صفحة.





شكل (٢-١): النوع البرى *S. pimpinellifolium*.



شكل (٢-٢): النوع البرى *S. fennellii*.



شكل (٢-٣): النوع البرى ***S. peruvianum***.



شكل (٢-٤): النوع البرى ***S. chilense***.



نورة الطماطم



ثمار طماطم برية



ثمار طماطم متوارثة Heirloom tomatoes